



## UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE

### UFR Sciences Vie, Terre et Environnement Ecole doctorale Environnement Santé

### Thèse de doctorat en Sciences de la Terre – Spécialité Paléontologie

par

### Axelle ZACAÏ

# Propriétés macroécologiques des ammonites : distribution spatiale, phylogénie et similarité faunique





### UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE

### **UFR Sciences Vie, Terre et Environnement**

### THÈSE

Pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de Bourgogne Discipline : Sciences de la Terre - Spécialité Paléontologie

par

### Axelle ZACAÏ

### 13 Décembre 2016

# Propriétés macroécologiques des ammonites : distribution spatiale, phylogénie et similarité faunique

Directeur : Emmanuel Fara Co-encadrant : Arnaud Brayard

Composition du jury :

Christian KLUG Bernard HUGUENY Guillaume LECOINTRE Gilles ESCARGUEL Arnaud BRAYARD Emmanuel FARA Universität of Zürich Muséum National d'Histoire Naturelle Muséum National d'Histoire Naturelle Université Claude Bernard Lyon 1 Université de Bourgogne Université de Bourgogne Rapporteur Rapporteur Examinateur Co-encadrant de thèse Directeur de thèse

### Remerciements

Il y a 3 ans de cela, au commencement de cette thèse, je me disais naïvement que 3 années, c'était un temps relativement long, le fameux « On est large! » que se répètent tous les nouveaux thésards. Aujourd'hui, assise devant mon écran à 22h, la veille de l'impression de ce manuscrit, je constate que 3 ans cela peut en fait passer en un clin d'œil... Et malgré tout, il s'en est passé des choses pendant ces 3 belles années.

Je tiens évidemment en premier lieu à remercier les membres de mon jury : **Christian Klug** et **Bernard Hugueny** pour avoir aimablement accepté de rapporter ce travail, ainsi que **Guillaume Lecointre** et **Gilles Escarguel** pour avoir accepté d'en être examinateurs.

Mes remerciements les plus chaleureux vont aux 3 personnes qui m'ont permis de mener à bien ce beau projet de thèse : mes directeur et co-encadrant, **Manu** et **Arnaud**, et mon ancien professeur et leur acolyte, **Gilles**. Manu (le log de 2!) et Arnaud (« ÇA AVANCE!?! »), merci d'avoir cru en moi alors que nous nous connaissions à peine et malgré ma piètre prestation lors de notre entretien téléphonique (j'espère m'être rattrapée depuis)! Merci de m'avoir initiée à une thématique qui m'enthousiasmait énormément mais pour laquelle je n'avais que des connaissances théoriques, merci d'avoir toujours été disponibles et à l'écoute quand j'en avais besoin (je mesure à quel point j'ai eu de la chance pour cela!), et enfin un grand merci pour vos conseils, votre dynamisme et pour ces nombreuses discussions, toujours constructives, enrichissantes et souvent drôles lorsque la fatigue était au rdv ! Et Gilles, merci pour tes cours passionnants auxquels j'ai eu le privilège d'assister pendant ma formation et qui m'ont donné envie de pousser le vice jusqu'à continuer en thèse, merci d'avoir toujours cru en moi bien plus que je ne croyais moi-même en mes propres capacités, merci d'avoir toujours encouragée, d'avoir toujours été bienveillant et de m'avoir si bien vendue (et même probablement survendue) à Manu et Arnaud, me permettant ainsi d'accéder au concours et finalement de décrocher cette thèse...

Mes remerciements vont également à ceux qui m'ont aidée dans mon travail de thèse : **Rémi**, le maitre de la programmation (je retiendrai la méthode très utile du canard en plastique! cf. Wikipédia) ; **Jean-Louis Dommergues** et **Christian Meister**, les deux créateurs de la base de données des ammonites carixiennes ; et **Bruno Vrielynck**, à l'origine de la reconstruction de la carte de la Téthys de l'Ouest.

Je tiens aussi à remercier les membres du laboratoire Biogéosciences que j'ai eu le bonheur de côtoyer pendant ces trois années de thèse, et tout particulièrement **Emmanuelle**, **Pascal**, **Christophe**, **Estelle**, **Isabelle**, **Théo** et **Ben**.

Merci évidemment aux compagnons de la galère! Anthony (le végétarien), Grotinou (même s'il a passé un peu trop de temps à explorer des trous ces derniers mois), Elise (la vraie galérienne), Jessica (il faut vraiment parler plus fort!), Karen (la caution fun de l'équipe Eco/Evo), et Florian (le réfugié climatique). Merci aussi aux anciens : Edouard le gentil c\*\*\*\*\*d (dédicace à Sabah ;), Julien Sguigue, Christophe Vuitton et Luca le dealeur de truffes. Merci aux p'tits nouveaux : Polo qui n'a besoin d'aucune drogue pour planer H24 (!), Salomé la plongeuse parisienne, Margot et sa super caisse tunée, Aurélie (même si elle abuse vraiment du crossfit :p), P-A (Pierre-Alexandre, Estelle, pas Paul-Antoine!), Romain (l'ammonitologue, le vrai!) et Gaëlle. Et puis aussi les temporaires

qu'on aurait aimé voir rester : **Yasin** parce que « tu viens plus aux soirées là! » et **Anne-Sab** la champignonnière (oui oui, j'ai osé!).

Au délà de la sphère dijonnaise il y a évidemment la sphère ardéchoise, celle qui a toujours été là : **Marion** (quel bonheur que tu sois revenue à Dijon  $\P$ ), **Lélé** l'inconnue (la coco qui sait à quel point une thèse peut nuire à la santé ^^), mon **Ketch-Ketch** la globetrotteuse, et **Aymeric** l'éternel blondinet.

Et puis il y aussi le noyau dur et l'avenir de la recherche (et de la pâtisserie): **Jean-mi**, **Toto** et **Cori**! La fin de cette thèse ne pouvait mieux se concrétiser que par notre réunion ce weekend à Dijon, au moment où j'écris ces lignes ♥.

Je remercie aussi particulièrement le covoit-dijonno-SP3C : **Florent** (et ouai ma gueule, je t'avais dit que t'y serais!). On a débarqué en même temps à Dijon, on ne connaissait personne, et je dois dire que je suis plutôt ravie qu'on se soit trouvés et que Marion ait fini par rejoindre la team!

Merci aux lyonnais que le chômage me permettra sans doutes de retrouver bientôt (et franchement pour ça c'est plutôt top!) : Momo & Val (vive les mariés!), Rémi & Marine, JB & Dédé, Charles & Amandine, Alex & Romain, Gros, Pierrot (la double-crème bientôt de retour), Mika le hippie, Guigui barberousse, Romain la victime et approvisionneur de meringues & Sam (qui a bien du mérite de le supporter au quotidien!). Merci aussi aux lyonnais partis vers d'autres contrées : Romain (qui parle surtout quand il boit!) & Mathou (« Jean-miii CHAMPION!!! »), Thibault (« Aah bonngour! »), Ben (attends toi à nous voir débarquer bientôt pour rattraper ce mariage raté!), Chaton et ses polaires légendaires, et puis Sophie, Maeva et Bérengère (mes lyonnaises de cœur).

Je pense aussi à ma belle-famille avec qui j'ai passé de si bons moment au cours de ces trois années de thèse et même déjà bien avant : **Hélène**, **Romain** (encore merci pour la couv!!), **Clem** et **Margot**.

Je ne pourrai jamais être assez reconnaissante envers ma **maman** et mon **papa**. On ne peut pas vraiment dire que j'étais prédestinée à être paléontologue (surtout si on repense à ma 1<sup>ère</sup> réaction devant Jurassic Park!) mais vous avez toujours cru en moi, vous m'avez soutenue en toutes circonstances, vous m'avez toujours encouragée et poussée à choisir ma voie, et aussi improbable que cela puisse paraitre, il semblerait que ce soit celle-là!

Et comme je suis de ceux et celles qui aiment garder le meilleur pour la fin : un immense, immense, immense merci à **Corentin**... Ce n'est malheureusement pas l'endroit le plus approprié pour une déclaration d'amour, mais j'espère que tu sais à quel point je te suis reconnaissante, pour tout.

### **RESUMÉ**

La macroécologie (caractérisation statistique des patrons d'abondance, de distribution et de diversité des organismes à de larges échelles spatiales et/ou temporelles) et la macroévolution (étude de l'évolution au niveau – ou au-dessus du niveau – de l'espèce) sont longtemps restées des domaines de recherche relativement indépendants. Cependant, les dimensions temporelles et spatiales des dynamiques de la biodiversité étant intrinsèquement et fonctionnellement liées, l'union de la macroécologie et de la macroévolution paraît indispensable à la compréhension de la structuration et des dynamiques de la biodiversité actuelle et passée.

Cette émulation fertile et transdisciplinaire forme le canevas du présent travail dont la thématique centrale consiste en l'analyse des dynamiques spatiales et temporelles de distribution de la biodiversité des ammonites du Pliensbachien inférieur de la Téthys de l'Ouest. Les investigations portent à la fois sur l'influence de facteurs intrinsèques (phylogénie, morphologie et durée de vie) et extrinsèques aux espèces (caractéristiques climatiques et environnementales de leur milieu de vie) sur ces patrons macroécologiques. Deux problématiques principales sont abordées : (1) comment la similarité compositionnelle des assemblages d'ammonites décroît-elle avec la distance géographique ? (2) Quel est le lien entre la taille des aires de répartition géographique des espèces et (*i*) leur phylogénie, (*ii*) leur durée de vie, et (*iii*) leur position latitudinale ?

Les dynamiques de dispersion des ammonites sont étudiées via une analyse multi-échelle des relations de Similarity Distance Decay, en adoptant une approche critique de cette méthode très utilisée mais connue pour être influencée par des effets d'échelle. Notre approche montre que plus l'environnement est homogène (ici à l'échelle des provinces biogéographiques), plus les ammonites se dispersent librement ; et que leur dispersion n'est vraisemblablement pas liée à la morphologie ni à la taille de leur coquille. Ceci suggère que la dispersion sur de grandes distances des ammonites étudiées se faisait essentiellement via une dérive planctonique passive au cours des premiers stades juvéniles.

Notre étude de l'étendue de la répartition géographique des ammonites révèle que cette caractéristique macroécologique n'est ni stable temporellement, ni propre à un clade. En effet, son héritabilité phylogénétique dépend de la stabilité spatio-temporelle de l'environnement et varie selon (*i*) l'estimateur de répartition considéré, (*ii*) l'intervalle de temps considéré, et (*iii*) entre des espèces d'un même groupe contemporaines les unes des autres. De plus, l'étendue de répartition n'a pas d'effet apparent sur la durée de vie des espèces d'ammonites, contrairement à ce qui serait théoriquement attendu pour un intervalle de temps ne correspondant pas à un épisode d'extinction de masse. Cette absence de corrélation semble en fait prévaloir chez les ammonödes puisque ce groupe est notamment connu pour présenter de très grandes aires de répartition associées à des courtes durées de vie. Enfin, les étendues latitudinales des ammonites du Pliensbachien inférieur tendent à être maximales aux basses latitudes et augmentent des moyennes vers les hautes latitudes, conformément à la « règle de Rapoport ». Ceci suggère que ces organismes étaient vraisemblablement température-dépendants et qu'un gradient de température des eaux de surface existait au Pliensbachien inférieur dans la province nord-ouest européenne, propriété qui reste à démontrer par de nouvelles analyses géochimiques.

**Mots-clés** : *ammonites*, *Pliensbachien inférieur*, *Téthys de l'Ouest, provincialisme, macroécologie, distribution spatiale, dispersion, phylogénie, durée de vie, règle de Rapoport* 

#### ABSTRACT

Macroecology (statistical characterization of abundance, distribution and diversity patterns at large spatial and/or temporal scales) and macroevolution (evolution at – or above – the species level) have remained relatively independent research fields for a long time. However, because the spatial and temporal dimensions of biodiversity are functionally related, the union of macroecology and macroevolution seems necessary to the understanding of modern and past biodiversity structuring and dynamics.

This fertile across-field emulation forms the background of the present work which focuses on the spatial and temporal dynamics of early Pliensbachian ammonites from the western Tethys and adjacent areas. We investigate the influence of both biologically intrinsic (phylogeny, morphology and species duration) and extrinsic factors (climatic and environmental features) on these macroecological patterns. Two main questions are addressed: (1) how does ammonite inter-assemblage compositional similarity decrease with geographical distance? (2) What is the relationship between species geographical range size and (*i*) phylogeny, (*ii*) species duration and (*iii*) latitudinal position?

Ammonite dispersal dynamics are studied through a multi-scale Similarity Distance Decay analysis. Largely used in biogeography, this relationship is known to be influenced by different scale effects and we thus adopt a critical approach of this method. Our results show that ammonite dispersal is facilitated when the environment is more homogeneous, at least at the province scale. They also reveal that the long-distance dispersal of the ammonites under study is not related to the morphology and size of their shell. This suggests that their long-distance dispersal occurred essentially through a passive planktonic drift during the first juvenile, post-hatching stages.

We also show that ammonite geographical range size is neither temporally stable, nor cladespecific. Indeed, its phylogenetic heritability depends on the spatio-temporal stability of the environment and it varies according to (*i*) the variable chosen for characterizing the geographical distribution, (*ii*) the temporal interval considered, and (*iii*) among contemporary species of the same group. Furthermore, the size of their geographical range has no apparent effect on species duration, contrary to the correlation expected for a temporal interval that does not correspond to a massive extinction. In fact, this lack of correlation seems to prevail among ammonoids, as this group is wellknown for showing both large geographical distributions and short species durations. Finally, species latitudinal ranges tend to be maximal at low latitudes and to increase from middle to high latitudes during the early Pliensbachian, in accordance with the so-called Rapoport's rule. This suggests that these ammonites were probably temperature-dependent and that a latitudinal gradient of sea-surface temperature occurred in the North-West European province during the early Pliensbachian. However, this property remains to be confirmed by new geochemical analyses.

**Key-words** : ammonites, early Pliensbachian, western Tethys, provincialism, macroecology, spatial distribution, dispersal, phylogeny, geological duration, Rapoport's rule

### **SOMMAIRE**

INTR	ODUCTION GENERALE	.9
I.	La macroécologie et la biogéographie	1
II. hist	Macroécologie et macroévolution, ou pourquoi la macroécologie nécessite une perspective orique	14
III.	Objectifs de la thèse	17

### 

		-
I.	Contexte biochronostratigraphique	21
II.	Contexte paléogéographique	24
III.	Contexte paléoenvironnemental	27

CHA	PITRE 2	31
LES	AMMONITES DU PLIENSBACHIEN INFERIEUR DE LA TETHYS DE L'OUES	Г31
I.	Présentation de la base de données carixienne	33
II.	Structuration biogéographique	39
III.	Variations de richesse spécifique et distribution phylogénétique des extinctions	43
CHA	PITRE 3	45
RELA	ATIONS DE SIMILARITY DISTANCE DECAY CHEZ LES AMMONITES DU	
PLIE	NSBACHIEN INFERIEUR : EFFEIS DZECHELLE ET SIGNAL	
PLIE BIOG	INSBACHIEN INFERIEUR : EFFETS D'ECHELLE ET SIGNAL GEOGRAPHIQUE	45
PLIE BIOG I.	<b>INSBACHIEN INFERIEUR : EFFETS D'ECHELLE ET SIGNAL</b> <b>GEOGRAPHIQUE</b> La relation de <i>Similarity Distance Decay</i>	<b>45</b> 47
PLIE BIOG I. 1	INSBACHIEN INFERIEUR : EFFETS D'ECHELLE ET SIGNAL    GEOGRAPHIQUE    La relation de Similarity Distance Decay	<b>45</b> 47 47
PLIE BIOG I. 1.	<b>INSBACHIEN INFERIEUR : EFFETS D'ECHELLE ET SIGNAL GEOGRAPHIQUE</b> La relation de Similarity Distance Decay    .1. Principe    .2. Applications	<b>45</b> 47 47 47
PLIE BIOG I. 1. 1. 1.	<b>INSBACHIEN INFERIEUR : EFFETS D'ECHELLE ET SIGNAL GEOGRAPHIQUE</b> La relation de Similarity Distance Decay    .1. Principe    .2. Applications    .3. Inconvénients avérés des mesures de SDD	45 47 47 49 49
PLIE BIOG I. 1. 1. 1. II.	<b>INSBACHIEN INFERIEUR : EFFETS D'ECHELLE ET SIGNAL GEOGRAPHIQUE</b> La relation de Similarity Distance Decay    .1. Principe    .2. Applications    .3. Inconvénients avérés des mesures de SDD    Article publié dans Palaeontology	45 47 47 49 49 51
PLIE BIOG I. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 2.	<b>INSBACHIEN INFERIEUR : EFFETS D'ECHELLE ET SIGNAL GEOGRAPHIQUE</b> La relation de Similarity Distance Decay    .1. Principe    .2. Applications    .3. Inconvénients avérés des mesures de SDD    Article publié dans Palaeontology    .1. Résumé de l'article	45 47 47 49 49 51 52
PLIE BIOG I. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 1. 2. 2.	<b>INSBACHIEN INFERIEUR : EFFETS D'ECHELLE ET SIGNAL GEOGRAPHIQUE</b> La relation de Similarity Distance Decay    1. Principe    2. Applications    3. Inconvénients avérés des mesures de SDD    Article publié dans Palaeontology    2. Résumé de l'article    2. Publication	45 47 47 49 49 51 52 55

CHAPIT	'RE 4	75
FACTEU AMMON	URS DE CONTRÔLE DES TAILLES DES AIRES DE REPART NITES DU PLIENSBACHIEN INFERIEUR DE LA TETHYS DE	ITION CHEZ LES E L'OUEST75
I. Ré	ésumé du manuscrit	77
II. M	anuscrit soumis à <i>Journal of Biogeography</i>	
III. Ra	inge size and species duration	94
IV. Rè	gle de Rapoport	
2.1.	Introduction	
2.2.	Méthodes	100
2.3.	Résultats & discussion	101
2.4.	Conclusion	
V. Co	onclusion	

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	109
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	115
ANNEXES	145

# **INTRODUCTION GENERALE**

« A Macroecology not integrating the deep-time dimension offered by palaeontological data would be a myopic science condemned to never entirely and clearly see the object-definitely too large-of its study. »

Escarguel et al. (2011). Biodiversity is not (and never has been) a bed of roses!

### **INTRODUCTION GENERALE**

#### I. La macroécologie et la biogéographie

Quels sont les grands patrons de distribution de la biodiversité à la surface de la Terre et quels facteurs contrôlent cette distribution ? Quelles relations les organismes entretiennent-ils avec leur milieu de vie ? Ces questions sont au cœur des problématiques macroécologiques.

Bien que des études de quantification de la biodiversité et des phénomènes écologiques aient été menées bien avant l'avènement de cette discipline (e.g. Preston, 1948, 1962a, 1962b; MacArthur & Wilson, 1967; Stehli et al., 1969; MacArthur, 1972; Cody & Diamond, 1975), la macroécologie a réellement émergé en tant que domaine de recherche à part entière suite à la publication de l'article de Brown & Maurer (1989), qui l'ont définie comme l'étude à grande échelle spatiale et temporelle de la répartition de la nourriture et de l'espace entre les espèces sur les continents. Le développement de cette discipline s'est fait en partie suite au constat que les processus locaux n'étaient pas en mesure d'expliquer entièrement l'abondance et la distribution des espèces à grande échelle spatiale (e.g. Brown & Maurer, 1989; Ricklefs & Schluter, 1993; Keith et al., 2012). Sa définition actuelle est plus proche de celle de Brown (1995), qui stipule que la macroécologie est la science qui étudie les relations entre les organismes et leur environnement à large échelle spatiale et/ou temporelle, impliquant la caractérisation et l'explication statistique des patrons d'abondance, de distribution et de diversité (voir aussi Blackburn & Gaston, 1998; Maurer, 1999; Gaston & Blackburn, 1999, 2000; Blackburn & Gaston, 2003; Keith et al., 2012).

La macroécologie représente aujourd'hui un domaine de recherche majeur à l'interface entre plusieurs disciplines telles que l'écologie, la biogéographie, la paléobiologie et la macroévolution. Cette interdisciplinarité constitue la force de ce domaine d'étude, mais implique également que ses contours sont parfois difficiles à cerner. En témoigne le débat sur la distinction entre macroécologie et biogéographie initié lors du 43ème Symposium Annuel de la British Ecological Society (Fisher, 2002; Blackburn & Gaston, 2002). La biogéographie est en effet une discipline bien plus ancienne que la macroécologie car ses fondations remontent au XIX<sup>e</sup> siècle (e.g. Von Humboldt, 1807; Wallace, 1859, 1876). Selon Brown & Lomolino (1998), la biogéographie est la science qui tente de documenter et de comprendre les patrons spatiaux de biodiversité actuels et passés. L'approche macroécologique, quant à elle, repose sur la recherche de relations statistiques entre les propriétés des êtres vivants et des variables environnementales ; impliquant la modélisation et la caractérisation des patrons d'abondance, de distribution et de diversité des organismes pour diverses « Unités

Ecologiques Opérationnelles » (individus, populations, communautés, métacommunautés) à des fins de compréhension des processus les ayant générés (Brown, 1995; Brown & Lomolino, 1998; Blackburn & Gaston, 2002, 2006).

Au-delà de ce débat, l'apport conjoint de ces deux disciplines a permis la mise en évidence, au cours du XX<sup>e</sup> siècle, de nombreux patrons de distribution de la biodiversité. Certains de ces patrons furent érigés au rang de « règle » ou de « loi » en raison de leur supposé caractère général. C'est notamment le cas de la règle de Rapoport (i.e. corrélation positive entre l'étendue latitudinale des espèces et leur position latitudinale ; Stevens, 1989) et de la règle de Bergmann (i.e. tendance au sein des populations et espèces d'un même clade d'endothermes à présenter des masses corporelles plus importantes aux hautes qu'aux basses latitudes ; Bergmann, 1847; Mayr, 1956; Mayr et al., 1963).

Les principaux autres patrons de distribution de la biodiversité à grande échelle sont le plus souvent reliés à la latitude, comme par exemple le Gradient Latitudinal de Diversité (e.g. Roy et al., 1998; Gaston, 2000; Willig et al., 2003; Hillebrand, 2004; Brayard et al., 2005; Mittelbach et al., 2007), mais également à l'altitude (e.g. Sanders, 2002; McCain, 2004, 2005, 2007; Sanders et al., 2007), à la bathymétrie (e.g. Gray, 1997; Rex et al., 1997; Pineda & Caswell, 1998; Smith & Brown, 2002), à l'endémisme (e.g. Gaston, 1994a; Lamoreux et al., 2006; Kier et al., 2009), à la taille des aires de distribution (e.g. Gaston, 1994b, 1998, 2003; Böhning-Gaese et al., 2006; Gaston & Fuller, 2009), à la taille du corps des organismes (e.g. Jablonski, 1997; Roy et al., 2000; Roy & Martien, 2001; Roy et al., 2002; Kozłowski & Gawelczyk, 2002), aux dynamiques d'évolution des espèces (e.g. Gaston, 1998; Jablonski & Roy, 2003; Mittelbach et al., 2007; Foote et al., 2016), ou encore aux caractéristiques et à la stabilité environnementales (e.g. Davies et al., 2011; Belanger et al., 2012; Huang et al., 2014).

Le défi principal de la macroécologie réside non seulement dans l'identification et dans la description des patrons de distribution de biodiversité, mais aussi dans la détermination des processus à l'origine de ces motifs (e.g. Gaston & Blackburn, 2000; Willig et al., 2003; Blackburn & Gaston, 2006; Gotelli et al., 2009; Keith et al., 2012). Les facteurs de contrôle de la distribution de la biodiversité à grande échelle ont été regroupés au sein de six hypothèses principales centrées sur (1) la disponibilité en énergie, (2) l'hétérogénéité et la stabilité de l'habitat, (3) les facteurs historiques, (4) les contraintes géométriques (e.g. aire, « mid-domain effect » ; Colwell & Hurtt, 1994, 1994; Colwell & Lees, 2000; Colwell et al., 2004), (5) les interactions biologiques, et (6) le taux d'évolution (e.g. Rohde, 1992; Gaston & Blackburn, 2000; Whittaker et al., 2001; Willig et al., 2003; Brayard, 2006). Différents modèles numériques de prédiction des patrons de distribution des espèces reposant sur un ou plusieurs de ces facteurs ont été élaborés depuis les années 2000 (e.g. Gaston & Blackburn, 2008; Storch et al., 2008; Elith & Leathwick, 2009; Colwell et al., 2012), et diverses théories unifiées ont été proposées pour tenter de rassembler les nombreux

processus agissant aux multiples niveaux emboités d'organisation de la biodiversité (Continuum, Neutral, Metapopulation, Generalized Fractal, Clustered Poisson, MaxEnt; voir synthèse de McGill, 2010). S'ajoutent à cela les problématiques de conservation de la biodiversité nées du constat de la détérioration des écosystèmes et des extinctions engendrées par l'Homme. Depuis une vingtaine d'années, la macroécologie porte en effet une responsabilité importante dans l'établissement des politiques de conservation de la biodiversité actuelle et future (e.g. Brown, 1995; Gaston, 2000; Novacek & Cleland, 2001; Diniz-Filho et al., 2010; Condamine et al., 2013; Barnosky et al., 2014), en tentant par exemple d'identifier les points chauds (« hotspots ») de biodiversité et la meilleure façon de les préserver (e.g. Prendergast et al., 1993; Mittermeier et al., 1998; Médail & Quézel, 1999; Myers et al., 2000). Dans ce contexte où la macroécologie devient un domaine central, l'étude du registre fossile offre l'opportunité d'analyser les patrons de biodiversité dans les temps profonds. A titre d'exemple, les épisodes d'extinction massive constituent des cas d'études intéressants puisqu'ils permettent d'analyser les patrons anté-, syn- et post-crise, et donc de mieux appréhender les mécanismes ayant mené à ces extinctions de masse, ainsi que les conséquences de ces évènements sur la biodiversité passée et ce que nous pouvons potentiellement attendre de la crise actuelle (e.g. Jablonski, 2001; Erwin, 2001; Brayard et al., 2009; Barnosky et al., 2011; Brayard et al., 2015).

### II. Macroécologie et macroévolution, ou pourquoi la macroécologie nécessite une perspective historique

L'étude du registre fossile nous apprend que, sans cesse, de nouvelles espèces apparaissent tandis que d'autres disparaissent (la durée de vie moyenne d'une espèce est estimée à 1 à 10 millions d'années ; Lawton & May, 1995; Escarguel et al., 2011). Les renouvellements temporels de biodiversité sont donc la norme depuis l'apparition de la vie sur Terre. L'étude de ces dynamiques d'apparitions et d'extinctions par les paléontologues a notamment permis de mettre en évidence l'existence d'épisodes d'extinction massive (« Big Five » ; Raup & Sepkoski, 1982; Jablonski, 1995; Benton, 1995; Foote, 2003; Jablonski, 2005; Alroy, 2008; Barnosky et al., 2011), mais également d'évènements majeurs de diversification au cours du Phanérozoïque (Fig. 1 ; Erwin et al., 1987; Erwin & Anstey, 1995; Benton, 1995; Sepkoski, 1998; Foote, 2003; Alroy, 2008). L'identification des fluctuations temporelles de biodiversité, ainsi que l'étude de leurs mécanismes et de leurs causes constitue d'ailleurs le cœur du programme de recherche en macroévolution (i.e. étude de l'évolution au niveau – ou au-dessus du niveau – de l'espèce ; Bronn, 1845, 1851; Phillips, 1860; Simpson, 1944; Newell, 1952; Valentine, 1969; Stanley, 1979; Raup & Sepkoski, 1982, 1984; Sepkoski & Raup, 1986; Eldredge, 1989; Levinton, 2001; Vrba et al., 2005; Escarguel et al., 2011).



**Figure 1**. Mise en évidence des fluctuations de la biodiversité au cours du Phanérozoïque à l'échelle globale. A) Diversité des familles de vertébrés et invertébrés marins (Raup & Sepkoski, 1982). B) Taux instantanés d'apparitions (courbe bleu) et d'extinctions (courbe rouge) de genres d'invertébrés marins par intervalle de temps (modifié d'après Alroy, 2008).

A côté de cela, les dynamiques spatiales de la biodiversité à grande échelle ont été abordées dès le XX<sup>e</sup> siècle à travers la biogéographie, puis au cours des deux dernières décennies grâce au

développement de la macroécologie. Ces deux disciplines se sont essentiellement intéressées aux patrons de distribution et d'abondance de la biodiversité terrestre actuelle à de multiples échelles spatiales, ainsi qu'à leurs facteurs de contrôle actuels (e.g. climatiques, environnementaux, biotiques, physico-chimiques; e.g. Brown, 1995; Brown & Lomolino, 1998; Blackburn & Gaston, 2003; Cox et al., 2005). Or, si ces facteurs permettent bien d'expliquer la distribution des espèces à l'échelle locale (e.g. Whittaker et al., 2001; Chase & Leibold, 2002), ils ne suffisent plus si l'on cherche à comprendre les patrons de distribution des espèces à l'échelle régionale ou globale. En effet, à l'échelle locale, la distribution des espèces résulte de leur adéquation avec les conditions environnementales locales physiques, chimiques et biologiques ; mais à l'échelle régionale et globale, les patrons de distribution des espèces sont également le résultat de l'histoire des clades (apparitions, extinctions) et de la Terre (paléogéographie, paléoclimats) (Ricklefs & Schluter, 1993; Whittaker et al., 2001; Ricklefs, 2004; Davies et al., 2011; Huang et al., 2014; Fig. 2). La compréhension des mécanismes à l'origine des patrons actuels de distribution et d'abondance de la biodiversité implique donc nécessairement une intégration de sa dimension temporelle.

Les questions liées aux dynamiques temporelles et spatiales de la biodiversité ont pendant longtemps été traitées séparément, bien que ces deux dimensions soient intrinsèquement et fonctionnellement liées (Fig. 2 ; Escarguel et al., 2011). C'est pourquoi, l'union de la macroécologie et de la macroévolution, restés jusqu'à récemment des domaines relativement indépendants, est inévitable et même indispensable à la compréhension des dynamiques spatiales et temporelles de la biodiversité actuelle et passée (Price, 2003; Vogler & Ribera, 2003; Escarguel et al., 2011).



**Figure 2**. Echelles spatio-temporelles liant des évènements physiques/géologiques (en bleu) et biologiques (en vert) sélectionnés (Escarguel et al., 2011). Les ellipses rouges délimitent approximativement les quatre principaux domaines spatio-temporels de la biodiversité : P, diversité ponctuelle ; L,  $(\alpha$ -) diversité locale (communauté); R, (y-) diversité régionale (métacommunauté); G, diversité globale. La Limite du « monde actuel expérimentable et observable » est une frontière empirique et pragmatique dans scientifique l'étude de l'Univers. Abréviations : Meteor. Impact, impact météoritique; Tecto., activité des plaques tectoniques; Astro., cycles astronomiques.

Une telle intégration spatio-temporelle des dynamiques de la biodiversité soulève cependant une importante difficulté : au-delà du niveau de la (méta-)population, les échelles géographiques et chronologiques auxquelles les changements de biodiversité ont lieu sont définitivement inaccessibles aux études expérimentables (Fig. 2, *Limit of the « experimentable and observable extant world »*). Passer outre cette limite opératoire implique donc nécessairement l'intégration d'une perspective historique en temps profond au sein de la macroécologie via la description et la modélisation de patrons de diversité d'organismes fossiles (Escarguel et al., 2011). Les études paléontologiques ayant abordé des problématiques macroécologiques se sont notamment intéressées aux mammifères cénozoïques (e.g. Barnosky & Carrasco, 2002; Martínez-Meyer et al., 2004; Davis, 2005; Maridet et al., 2007; Maguire & Stigall, 2008; Raia, 2010; Carotenuto et al., 2010), aux mollusques crétacés (e.g. Jablonski, 1987; Jablonski & Roy, 2003; Jablonski & Hunt, 2006), et aux ammonoïdes du Trias (e.g. Brayard et al., 2004, 2006, 2007). Bien qu'elles semblent nombreuses, ces études restent marginales par rapport à l'essentiel de la littérature macroécologique, celle-ci étant largement tournée vers l'étude des organismes terrestres actuels (e.g. oiseaux, plantes) et ignorant donc également en grande partie les organismes marins (Witman & Roy, 2009).

La rareté des études macroécologiques basées sur des données fossiles peut être essentiellement imputée à trois facteurs : (1) la méconnaissance des travaux des paléontologues par les macroécologues et inversement, due à la relative imperméabilité entre ces deux communautés ; (2) le manque de bases de données fossiles assez « complètes » (i.e. haute résolution spatiale et temporelle, reconstruction paléogéographique et paléoenvironnementale fiable, hypothèse phylogénétique, etc.) ou accessibles, pour permettre des analyses macroécologiques ; et (3) la difficulté méthodologique à traiter de problématiques macroécologiques sur des intervalles de temps de plusieurs millions d'années. Cependant, la nécessité de faire face à la crise de la biodiversité actuelle a, depuis une vingtaine d'années, favorisé les échanges et collaborations entre les paléontologues et les biogéographes/macroécologues, et stimulé la création et le partage de données fossiles exploitables dans une perspective macroécologique. Le travail de recherche effectué au cours de cette thèse s'inscrit pleinement dans cette dynamique, grâce notamment à l'utilisation d'une base de données à haute résolution spatio-temporelle. Cette base de données, présentée dans le Chapitre 2, se focalise l'un des groupes majeurs d'invertébrés marins fossiles, les ammonites ; sur un intervalle de temps d'environ 3.7 millions d'années au Jurassique inférieur (i.e. Pliensbachien inférieur ; 191.36 ± 1 Ma à  $187.6 \pm 1$  Ma ; Gradstein et al., 2012; Ogg et al., 2016), et sur une zone géographique s'étendant à l'heure actuelle sur l'Europe, l'Afrique du Nord et le Moyen-Orient (Téthys de l'Ouest et ses confins).

#### III. Objectifs de la thèse

La thématique centrale du présent travail réside dans l'étude des dynamiques spatiales et temporelles de distribution de la diversité des ammonites du Pliensbachien inférieur de la Téthys de l'Ouest, en lien avec des facteurs intrinsèques aux espèces (phylogénie, morphologie, durée de vie), mais également extrinsèques (caractéristiques climatiques et environnementales). Pour cela, les outils et méthodes employés sont empruntés à la macroécologie et appliqués à des données issues de la paléontologie, ce qui place ce travail à l'interface entre ces deux disciplines.

Après avoir détaillé le contexte biostratigraphique, paléogéographique et paléoenvironnemental dans le 1<sup>er</sup> chapitre, et établi un état des lieux des connaissances actuelles sur les ammonites du Pliensbachien inférieur de la Téthys de l'Ouest, deux axes de recherche principaux sont développés dans les chapitres 3 et 4 :

# 1) Comment la similarité des assemblages d'ammonites décroît-elle avec la distance géographique ?

En théorie, dans le cas d'un gradient environnemental, la relation entre similarité interassemblages et distance géographique devrait être linéaire et décroissante. Cependant, de nombreux facteurs tels que des capacités de dispersion limitées, une forte hétérogénéité environnementale, ou encore une barrière physique, chimique ou géographique, peuvent perturber cette relation. Cette relation permet donc d'illustrer à la fois des propriétés intrinsèques aux organismes (liées à leur dispersion), mais également extrinsèques (liées à leur environnement). D'un point de vue méthodologique, l'étude de la décroissance de la similarité inter-assemblages des ammonites en fonction de la distance géographique les séparant a été réalisée en utilisant la relation de Similarity Distance Decay (SDD). Etant connue pour être fortement influencée par des effets d'échelle, nous adoptons ici une approche critique de cette relation, par ailleurs largement employée en biogéographie. Les analyses sont menées en utilisant différentes combinaisons d'échelles spatiales, d'échantillonnages et phylogénétique afin de déterminer : (1) quels sont les effets d'échelle auxquels sont sujets les patrons de SDD des ammonites, (2) si les analyses de SDD permettent de détecter la présence d'une forte structuration biogéographique telle que celle caractérisant les ammonites du Pliensbachien inférieur de la Téthys de l'Ouest, et (3) si les changements climatiques enregistrés pendant cet intervalle de temps affectent les patrons de SDD et la dispersion des ammonites.

# 2) Quel est le lien entre la taille des aires de répartition géographique des ammonites et (1) leur phylogénie, (2) leur durée de vie, (3) leur position latitudinale ?

La taille des aires de distribution des espèces constitue un caractère écologique et évolutif fondamental dont l'influence des facteurs de contrôle intrinsèques (potentiellement phylogénétiquement héritables) et extrinsèques (non héritables) reste encore débattue. L'étude de l'influence de ces facteurs est rendue possible grâce à la nature de notre base de données, constituée d'espèces d'ammonites étroitement apparentées mais évoluant dans deux domaines géographiques aux caractéristiques paléoenvironnementales contrastées. De plus, la haute résolution spatiotemporelle de notre base de données nous permet également d'étudier le lien potentiel entre la taille de l'aire de répartition de ces espèces et leur durée de vie. La problématique est ici de déterminer si une large distribution géographique augmente la longévité des ammonites en limitant leur risque d'extinction. Enfin, nous étudions l'existence potentielle d'un effet de Rapoport sur la distribution des tailles des étendues de répartition des espèces. La mise en évidence d'un tel motif de répartition dans le registre fossile présente un intérêt macroécologique majeur puisqu'il permet de proposer des interprétations paléoécologiques (température-dépendance des espèces) et paléoenvironnementales (saisonnalité et gradient latitudinal de températures) qui peuvent potentiellement expliquer la répartition des espèces.

# **CHAPITRE 1**

# CONTEXTE BIOCHRONOSTRATIGRAPHIQUE, PALEOGEOGRAPHIQUE ET PALEOENVIRONNEMENTAL DE LA TETHYS DE L'OUEST AU PLIENSBACHIEN INFERIEUR

## **CHAPITRE 1**

# CONTEXTE BIOCHRONOSTRATIGRAPHIQUE, PALEOGEOGRAPHIQUE ET PALEOENVIRONNEMENTAL DE LA TETHYS DE L'OUEST AU PLIENSBACHIEN INFERIEUR

#### I. Contexte biochronostratigraphique

Succédant au Sinémurien et précédent le Toarcien, le Pliensbachien est le troisième étage du Jurassique inférieur et s'étend de 191.36  $\pm$  1 Ma à 183.7  $\pm$  0.5 Ma d'après la dernière charte chronostratigraphique GTS 2016 (Fig. 1.1 ; Ogg et al., 2016). L'intervalle couvert par notre étude correspond au premier sous-étage du Pliensbachien, le Pliensbachien inférieur, aussi nommé "Carixien" (Fig. 1.1 ; Lang, 1913). Il s'étend de 191.36  $\pm$  1 Ma à 187.6  $\pm$  1 Ma (Gradstein et al., 2012; Ogg et al., 2016), soit une durée d'environ 3.7 millions d'années, et est divisé en trois chronozones, Jamesoni, Ibex et Davoei.

PERIOD	EPOCH	AGE	Age (Ma)	Stage	SUB- STAGE	Chronozone	Subchronozone	
		τιτηονίαν				Sninatum	Hawskerense	
		IIIIONIAN				Spinatum	Apyrenum	
	LATE	KIMMERIDGIAN			Late		Gibbosus	
		OXFORDIAN	1 /			Margaritatus	Subnodosus	
$\mathbf{O}$			- 163.1/ 197.6				Stokesi	
			- / 187.0	AN			Figulinum	
	MIDDLE	BAJOCIAN		H		Davoei	Capricornus	
		AALENIAN		BA(	BAC	BAC		Maculatum
		TOADOLAN	/ /	INS			Luridum	
		TOARCIAN		PLIE	rly	lbex	Valdani	
			í		Ea		Masseanum	
	EARLY	PLIENSBACHIAN					Jamesoni	
						lamesoni	Brevispina	
		SINEMURIAN				Jamesoni	Polymorphus	
		HETTANGIAN					Taylori	

**Figure 1.1.** Contexte chronostratigraphique de l'étude. A gauche, situation du Pliensbachien au sein du Jurassique (modifié d'après la charte chronostratigraphique GTS 2012 ; Gradstein et al., 2012). A droite, découpage biostratigraphique précis du Pliensbachien en zones et sous-zones d'après Page (2003). Les âges numériques sont issus de la charte GTS 2016 (Ogg et al., 2016).

La base du Carixien correspond à un important renouvellement faunique à l'échelle globale (Meister et al., 2006; Dommergues et al., 2009), essentiellement caractérisé dans le cas des ammonites par la disparition du clade des Echioceratidae (Psiloceratoidea, Ammonitina) et par le développement des Eoderaceratoidea (Meister et al., 2006; Dommergues et al., 2009). La succession relativement rapide des faunes d'ammonites au sein des différentes séries sédimentaires du Carixien permet un découpage biostratigraphique précis, en zones, sous-zones et en zonules dans le cas du domaine nord-ouest européen (Fig. 1.2; Phelps, 1985; Page, 2003; Dommergues et al., 2009). Le choix des ammonites comme marqueurs biostratigraphiques pour cet intervalle (comme pour l'essentiel du Mésozoïque) est dû à la finesse de leur résolution temporelle, à leur large distribution spatiale, à leur évolution rapide, à leur bonne préservation, et à leur grande diversité et abondance comparée à d'autres groupes fossiles également régulièrement utilisés en biostratigraphie tels que les foraminifères, les brachiopodes, les bélemnites, ou les ostracodes (e.g. Cariou & Hantzpergue, 1997; Meister et al., 2006; Schweigert, 2015).

Le schéma biostratigraphique adopté dans le cadre de ce travail est illustré sur la Fig. 1.2. Deux échelles distinctes présentant des résolutions stratigraphiques différentes sont utilisées à cause du fort provincialisme des faunes qui prévalait au cours du Carixien (voir partie 2.1. *Structuration biogéographique*). Le découpage en chronozones, sous-chronozones et zonules, pour la province nord-ouest européenne (NWE), correspond à un découpage chronostratigraphique ; tandis que pour la province méditerranéenne (MED), les unités stratigraphiques de la biozone et du bioévènement ont une valeur uniquement biostratigraphique. Les corrélations stratigraphiques entre les deux provinces sont relativement fiables jusqu'au niveau de la sous-chronozone ; en effet le « mélange » faunique observé au sein des localités austro-alpines permet d'établir des corrélations relativement robustes entre ces deux provinces à cette échelle temporelle (Dommergues & Meister, 1991).



**Figure 1.2.** Echelle biochronostratigraphique du domaine NWE et biostratigraphique du domaine MED utilisées dans ce travail (d'après Dommergues et al., 2009). Le schéma NWE au niveau de la sous-zone, formalisé par Dean et al. (1961), fait aujourd'hui consensus. Le cadre temporel MED est plus complexe et deux échelles concurrentes sont couramment utilisées au niveau de la zone. Celle utilisée ici a été initiée par les travaux de Ferretti (1972, 1975), Faraoni et al. (1994) et Ferretti & Meister (1990), formalisée par Faraoni et al. (1996), puis améliorée par Dommergues et al. (2004) et Venturi et al. (2005). L'ampleur des incertitudes liées aux corrélations entre les échelles NWE et MED est représentée par les limites en pointillés obliques séparant les bioévénements de l'échelle MED.

#### II. Contexte paléogéographique

Le Jurassique inférieur correspond à une période d'expansion tectonique importante marquant le début de la dislocation du supercontinent pangéen en Laurasia et Gondwana (Fig. 1.3 ; Golonka & Ford, 2000). Ces deux masses continentales sont séparées, au niveau de la ceinture subtropicale, par l'Océan Téthysien, dont seule subsiste aujourd'hui la mer Méditerranée (Golonka, 2007a). Notre étude se limite au domaine nord-ouest téthysien (Fig. 1.4 ; Europe, Afrique du Nord et Moyen-Orient actuels).



**Figure 1.3**. Reconstruction paléogéographique des continents au Jurassique inférieur (d'après Dera et al., 2009b); modifié d'après Damborenea (2002) en incluant des données de Zakharov et al. (2003); Golonka (2007b). L'encadré noir correspond à la zone d'étude (détails en Fig. 1.4).



**Figure 1.4.** Reconstruction paléogéographique de la Téthys de l'Ouest au Carixien (Zacaï et al., 2016). Abréviations: Ad, bloc adriatique; Africa, bloc africain; Anatolia, bloc anatolien; Eurasia, bloc eurasiatique; Iberia, bloc iberique.

Au cours du Carixien, la Téthys de l'Ouest est caractérisée par une structuration biogéographique temporaire mais manifeste, avec un fort contraste faunique entre les assemblages méditerranéens et nord-ouest européens (voir partie 2.1. *Structuration biogéographique*). En plus de cette différenciation faunique, ces deux zones présentent des paléogéographies bien distinctes.

Le domaine nord-ouest européen correspond à une mer épicontinentale n'excédant pas 200m de profondeur, ponctuée de nombreux archipels et cernée par les continents (Bassoullet et al., 1993; Thierry et al., 2000; Dera et al., 2009b). Il présente également, au Nord et au Sud-Est, deux ouvertures, respectivement sur la mer arctique via le Corridor viking (Westermann, 1993), et sur l'océan Téthys via la région austro-alpine (située au niveau de la plaque adriatique sur la Fig. 1.4 ; Dera et al., 2009b, 2011b, 2015). L'âge exact de l'ouverture du Corridor viking reste mal contraint mais les données sédimentaires et paléontologiques du Groenland et de la mer de Norvège témoigneraient de systèmes deltaïques et paraliques dès l'Hettangien, et d'une ouverture maritime franche à partir du Sinémurien (Doré, 1991; Scott & Turton, 2001).

A l'inverse, le domaine méditerranéen est essentiellement composé de petites plates-formes carbonatées en dislocation le long de ses marges Nord et Sud, et d'une série de bassins relativement profonds, interconnectés et ouverts à l'Est sur l'océan téthysien (Fig. 1.4 ; Elmi et al., 1982; Thierry et al., 2000). Une ouverture sur l'océan Panthalassa à l'Ouest, via le Corridor hispanique (Fig. 1.4 ; Smith, 1983; Smith & Tipper, 1986), se serait amorcée grâce à un rifting au niveau de l'Atlantique. Ce dernier se serait initié lors de la mise en place de la province magmatique centrale atlantique (CAMP) à la limite Trias-Jurassique (Golonka & Bocharova, 2000), et aurait abouti à un début d'océanisation pendant le Toarcien (Steiner et al., 1998) ou dès la limite Sinémurien/Pliensbachien (Porter et al., 2013). L'âge exact de l'établissement d'une connexion marine permettant une circulation des faunes reste encore sujet à débat mais l'étude de la biogéographie des bivalves, des ostracodes et des dinoflagellés entre la zone Ouest téthysienne et l'océan Panthalassa permet de dater les premiers échanges au Sinémurien supérieur (van de Schootbrugge et al., 2005) et plus vraisemblablement au Carixien (Smith, 1983; Aberhan, 2001, 2002; Arias, 2006).

Les domaines méditerranéen et nord-ouest européen sont séparés par une barrière biogéographique (voir partie 2.1. Structuration biogéographique), mais aussi vraisemblablement par une barrière géomorphologique allant des chaines bétiques (Espagne) à la ride briançonnaise (Alpes) (e.g. Dommergues et al., 2009; Dera et al., 2011b; Fig. 1.4). Aucune preuve directe ne permet aujourd'hui de déterminer la nature de cette barrière, mais certains auteurs soutiennent l'idée qu'elle pourrait correspondre à une profonde dépression (e.g. Vörös, 1993; Thierry et al., 2000; Vörös, 2005, 2016). Cependant, cette hypothèse est remise en cause par le fait que cette barrière empêchait également le passage d'organismes pélagiques tels que les ammonites (Hallam, 1969; Sapunov, 1974; Dommergues, 1982, 1987, 1994; Meister & Stampfli, 2000; Dommergues et al., 2009). En conséquence, l'hypothèse la plus largement acceptée est celle défendue par (Dommergues, 1982; Cariou et al., 1985; Dercourt et al., 1985; Dommergues, 1987; Dommergues & Meister, 1991; Meister & Stampfli, 2000), à savoir qu'elle consisterait plutôt en une étroite chaîne de terres émergées ou de hauts fonds dont l'efficacité en termes de limite à la dispersion des faunes aurait été dépendante du niveau eustatique. D'après Dommergues (1982, fig. 2) et Meister & Stampfli (2000), cette barrière quasi-continue aurait été constituée, du Sud-Ouest au Nord-Est, de la plate-forme carbonatée de l'Algarve, de la Meseta ibérique, des plates-formes margino-littorales prébétique et baléare, du bloc corso-sarde, de la zone briançonnaise (à tendance émersive à cette époque), et des zones austroalpines et des Carpathes.

#### III. Contexte paléoenvironnemental

Le Jurassique inférieur a longtemps été considéré comme un intervalle au climat relativement chaud associé à un faible gradient de températures des eaux de surface (e.g. Hallam, 1983; Frakes et al., 1992). Cette vision a cependant été remise en question depuis quelques années, notamment grâce à l'apport de données géochimiques et en particulier celles du  $\delta^{18}$ O mesuré sur les parties minéralisées de divers organismes tels que les bivalves (Brigaud et al., 2008), les bélemnites (Rosales et al., 2001, 2004a; van de Schootbrugge et al., 2005; Dera et al., 2009b), les brachiopodes (Suan et al., 2010), les ammonites (Wierzbowski & Joachimski, 2007), ou encore les poissons (Lécuyer et al., 2003; Dera et al., 2009b). S'ajoutent à cela des données sédimentaires telles que la présence de glendonites (Kaplan, 1978; Price, 1999; Suan et al., 2011) et de blocs erratiques datant du Pliensbachien supérieur de Sibérie (Suan et al., 2011), qui témoignent de la présence probablement intermittente de calottes en Arctique. Pour le Carixien comme pour l'essentiel du Jurassique inférieur, la majorité des travaux de reconstructions paléoclimatiques et paléoenvironnementales se sont focalisés sur le domaine nordouest européen (e.g. Angleterre, Pays de Galle, Nord-Est de l'Espagne, bassin de Paris, Portugal; Jenkyns et al., 2002; Rosales et al., 2004a; van de Schootbrugge et al., 2005; Dera et al., 2009b; Reggiani et al., 2010; Dera et al., 2011a; Silva et al., 2011; Dera et al., 2011b; Plancq et al., 2016). En plus de ce biais géographique dans les analyses (concentrées dans ce domaine), le Carixien a été relativement ignoré par ce type d'étude au profit de la transition Pliensbachien-Toarcien (e.g. Bailey et al., 2003; Mailliot et al., 2009; Neumeister et al., 2015) et du T-OAE (Toarcian Oceanic Anoxic Event ; e.g. McArthur et al., 2000; Wignall et al., 2005; Suan et al., 2008a, 2008b; McArthur et al., 2008; Suan et al., 2010, 2011; Dera & Donnadieu, 2012; Ikeda & Hori, 2014; Brazier et al., 2015). Ces deux intervalles successifs ont été privilégiés au Carixien en raison des importantes perturbations paléoclimatiques et paléoenvironnementales les caractérisant (relargage massif de carbone léger dans le système océan-atmosphère, déclin des plate-formes carbonatées peu profondes, acidification et augmentation des températures des eaux de surface, anoxie; Dromart et al., 1996; Hesselbo et al., 2007; Suan et al., 2008a; Mattioli et al., 2009; Jenkyns, 2010; Trecalli et al., 2012; Brazier et al., 2015), et de l'implication supposée de ces perturbations dans des épisodes d'extinction de secondordre affectant aussi bien des organismes pélagiques que benthiques (Palliani & Riding, 2003; Cecca & Macchioni, 2004; Wignall & Bond, 2008; Gómez et al., 2008; Mattioli et al., 2009).

Pour résumer, nous savons à ce jour que :

(1) Les faibles valeurs du ε<sub>Nd</sub> des masses d'eau nord-ouest européennes (Fig 1.5) témoignent de conditions climatiques humides favorisant une forte érosion continentale et d'importants apports d'eau douce au cours des zones à Jamesoni et Ibex, et d'une influence limitée des masses d'eau téthysienne et panthalassiques (Dera et al., 2009b). Ceci est concordant avec les modélisations numériques de (Bjerrum et al., 2001), qui suggèrent l'existence de courants principalement dirigés vers le Sud dans le domaine NWE.

- (2) Les températures de surface des eaux sont relativement stables pendant les deux premières chronozones mais augmentent sensiblement d'environ 4°C au cours de la zone à Davoei (Rosales et al., 2004a; Dera et al., 2009a,b; Fig 1.5) pour atteindre un maximum estimé à ~23°C, auquel est associé une transgression de second ordre présentant potentiellement un léger décalage entre les domaines méditerranéen et nord-ouest européen probablement d'origine tectonique (Hardenbol, 1998; Dommergues & El Hariri, 2002; Dera et al., 2009a).
- (3) La zone à Davoei enregistre également un pic positif des valeurs de  $\delta^{13}$ C (Morettini, 1998; Rosales et al., 2001; Fig 1.5) ainsi qu'un enrichissement en kaolinite témoignant d'une augmentation de l'humidité et de l'érosion à la fin du Carixien (Dera et al., 2009a).
- (4) Une excursion positive du ε<sub>Nd</sub> à la fin de la zone à Davoei suggère une incursion d'eaux radiogéniques téthysiennes ou panthalassiques qui pourraient avoir contribué au réchauffement des eaux nord-ouest européennes durant cet intervalle (Dera et al., 2009b, 2011a; Fig 1.5).



**Figure 1.5**. Schéma synthétisant les principales variations paléoclimatiques et paléoenvironnementales de la Téthys de l'Ouest au Pliensbachien, la ligne en pointillé rouge marque la limite supérieure du Carixien (modifié d'après Dera et al., 2009b, 2011b et 2015).

En termes d'environnement de dépôt, le domaine méditerranéen correspond à des plates-formes carbonatées pour l'Afrique du Nord (Haut Atlas marocain, Sahara et Atlas algériens), à des bassins à sédimentation argileuse pour la zone subbétique, et à des dépôts pélagiques et hémipélagiques de type Ammonitico Rosso dans la partie Ouest (Arias & Whatley, 2005). Le domaine nord-ouest européen correspond essentiellement à des dépôts hémipélagiques de marnes et d'alternance marno-calcaires plus ou moins riches en matière organique (Cariou et al., 1985; Dommergues et al., 2009; Dera et al., 2011b).

Du fait de sa configuration paléogéographique (mer épicontinentale peu profonde ponctuée de nombreux archipels et cernée par les continents), le domaine nord-ouest européen correspondait à des paléoenvironnements marins (1) fortement influencés par des restrictions de circulation favorisant les évènements anoxiques, (2) sujets à d'importants apports d'eau douce et de nutriments en provenance de systèmes deltaïques, et (3) soumis à des incursions de courants boréaux froids en provenance du Corridor viking (Saelen et al., 1996; Wignall et al., 2005; McArthur et al., 2008; Dera et al., 2009b, 2011b). A l'inverse, le domaine méditerranéen était physiquement plus stable et caractérisé par des paléoenvironnements marins ouverts influencés par les eaux de surface chaudes et riches en nutriments en provenance de l'océan Téthys (Dera et al., 2009b; Reggiani et al., 2010; Dera et al., 2011b), un milieu particulièrement propice au développement de plates-formes carbonatées (Dommergues et al., 2009).
## **CHAPITRE 2**

### LES AMMONITES DU PLIENSBACHIEN INFERIEUR DE LA TETHYS DE L'OUEST

« [...] over and above the prodigious intellectual contributions that continue to come from contemplation of these marvelous animals, ammonoids also have that certain "je ne sais quoi" that will always keep them at the forefront of the paleontological realm. Ammonoids really do seem to have it all. »

Níles Eldredge in Landman et al. (1996). Ammonoid paleobiology

### **CHAPITRE 2**

### LES AMMONITES DU PLIENSBACHIEN INFERIEUR DE LA TETHYS DE L'OUEST

### I. Présentation de la base de données carixienne

La base de données utilisée dans ce travail est fondée sur une révision taxinomique quasiexhaustive de la littérature des ammonites du Carixien de la Téthys de l'Ouest et de ses confins, au niveau de l'espèce (Dommergues et al., 2009). Cette révision a été pleinement et conjointement menée par Jean-Louis Dommergues (laboratoire Biogéosciences, Dijon, France) et Christian Meister (Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, Genève, Suisse). Seuls les spécimens bien illustrés dans la littérature ont été pris en considération ; les taxons simplement cités ont été ignorés. Ainsi, les choix taxinomiques et surtout la prise en compte de la variabilité intra-spécifique est aussi cohérente et homogène que possible pour toute la base de données. En termes paléobiogéographiques, 149 des publications analysées (55%) pour construire cette base de données concernent uniquement ou essentiellement les faunes nord-ouest européennes et 124 (45%) les faunes méditerranéennes. Dans cette base de données, seules 214 espèces nominales (43%) sur les 495 décrites dans la littérature ont été considérées comme valides. La liste de ces espèces est donnée en Annexe1.

Ces 214 espèces sont réparties au sein de 104 localités fossilifères se trouvent aujourd'hui en Europe, en Afrique du Nord et en Turquie (Fig. 2.1). Elles couvrent une surface d'environ 10<sup>7</sup> km<sup>2</sup>. Chaque localité correspond soit à un seul affleurement fossilifère, soit à un ensemble d'affleurements proches aux caractéristiques géologiques similaires. Parmi les 104 localités analysées, 64 se situent dans le domaine nord-ouest européen et 40 dans le domaine méditerranéen. Du fait de la complexité structurale des bassins méditerranéens, l'échantillonnage y est spatialement hétérogène et se concentre principalement sur le Maroc, le sud de l'Espagne, l'Italie et la zone austroalpine. A l'inverse, cet échantillonnage est réparti plus uniformément sur tout le domaine nord-ouest européen.



**Figure 2.1.** Paléoposition des 104 localités fossilifères de la base de données (Zacaï et al., 2016). Abréviations : NWE, nord-ouest européennes ; MED, méditerranéennes.

Le calcul des paléocoordonnées des 104 localités carixiennes a été effectué par Bruno Vrielynck (Institut des Sciences de la Terre de Paris, Paris, France). Les trajectoires des principaux blocs tectoniques (eurasiatique, ibérique et africain) sont bien contraintes par des anomalies magnétiques océaniques, mais uniquement du Bathonien (c. 168 Ma) à l'actuel. Comme aucun mouvement majeur de la Pangée n'a eu lieu pendant les quelques millions d'années précédant cet étage, les plaques africaine, eurasiatique et ibérique sont considérées comme ayant été situées dans la même position dès le Carixien. Le pôle de rotation utilisé dans cette reconstruction est celui établit par Müller et al. (2008) et Torsvik et al. (2008). Les trajectoires des blocs adriatique, anatolien, ainsi que la position du bassin moyen-oriental ont été contraintes en utilisant les reconstructions tectoniques de Ricou (1994), Golonka (2007b) et Barrier et al. (2008). Le calcul des paléocoordonnées des localités a été réalisé en fixant l'âge du Carixien à 189 Ma et en considérant l'Eurasie comme fixe. La carte présentant la paléolocalisation des 104 localités fossilifères (Fig. 2.1) a été réalisée sur ArcGIS (v.8.2; ESRI Inc. 2002, https://www.arcgis.com/) en utilisant des modules développés par Bruno Vrielynck. Une fois ces paléocoordonnées calculées, la matrice triangulaire de distances orthodromiques entre chaque paire de localité a été calculée sur QGIS (QGIS Development Team, 2013, Open Source

Geospatial Foundation Project, http://www.qgis.org/en/site/; Annexe 2). L'utilisation de distances orthodromiques en domaine marin implique que les terres émergées sont ignorées en tant qu'obstacles dans le calcul des distances inter-localités. Utilisée dans la plupart des études macroécologiques impliquant des environnements marins ou d'eau douce, actuels ou passés (e.g. Kiessling & Aberhan, 2007; Miller et al., 2009; Astorga et al., 2012; Wetzel et al., 2012; Brayard & Escarguel, 2013), cette technique permet d'éviter de nombreuses hypothèses *ad hoc* sur les voies de dispersion des organismes.

Les présences des ammonites (« occurrences ») au sein de chaque localité fossilifère sont documentées avec une résolution stratigraphique maximum correspondant au niveau de la zonule, et sont au nombre de 1765 (matrice de présence/absence disponible en Annexe 2 dans la version numérique de ce manuscrit).

La morphologie coquillère de chaque espèce incluse dans la base de données a été en partie quantifiée grâce aux paramètres géométriques classiques et aux paramètres de Raup (Fig. 2.2). Ces différentes mesures permettent d'estimer la taille, le volume et la forme générale de la coquille des espèces d'ammonites (e.g. oxycône, sphaérocône, cadicône, platicône). En revanche, l'ornementation (e.g. côtes, épines, tubercules), la ligne de suture et le possible dimorphisme sexuel ne sont pas renseignés dans la base de données.



Figure 2.2. Mesures morphologiques de la coquille des espèces d'ammonites de la base de données carixienne.

La phylogénie de ces 214 espèces d'ammonites a également été entièrement révisée par Jean-Louis Dommergues et Christian Meister, et a été publiée dans (Hardy et al., 2012). L'établissement de cette hypothèse phylogénétique s'est faite avec la volonté de s'extraire au maximum de la répartition stratigraphique et géographique des espèces, et de se rapprocher des méthodes cladistiques basées sur l'analyse des caractères morphologiques et sur la présence d'apomorphies (Hennig, 1966). L'approche cladistique est relativement peu utilisée pour déterminer les relations phylogénétiques chez les ammonites, bien que leurs coquilles présentent un nombre important de caractères morphologiques pouvant être utilisés dans ce type d'approche (Rouget et al., 2004; Neige et al., 2007; Bardin et al., 2014). Cependant, considérant les fortes corrélations entre ces caractères (e.g. lois de Buckmann ; Buckman, 1887; Guex et al., 2003; Monnet et al., 2015b) et la fréquence élevée des convergences (e.g. McGhee, 2011; Monnet et al., 2015c), l'utilisation d'une approche cladistique formelle a été rejetée dans le cas des ammonites carixiennes.

Cette reconstruction phylogénétique repose en partie sur les publications antérieures qui permettent de poser un cadre phylogénétique pour les grands clades (Donovan et al., 1981; Tintant & Mouterde, 1981; Guex, 1987; Page, 1996). La base de l'arbre est une polytomie de trois grands clades (Fig. 2.3). Les deux clades les plus diversifiés sont les Phylloceratida (15 espèces) et les Psiloceratida (196 espèces ; (Guex, 1982, 1987; Page, 1996; Dommergues, 2002). Les Aequilobida forment le troisième clade et correspondent à un groupe peu diversifié (2 genres et 3 espèces) qui disparaît à la fin de la zone à Ibex, et pour lequel aucune étude formelle n'a permis de démontrer un rattachement aux Phylloceratida ou aux Psiloceratida (Bilotta, 2010). De la même façon, la formalisation des relations de parenté des super-familles et familles s'appuie sur un travail d'étude bibliographique (e.g. (Donovan et al., 1981; Tintant & Mouterde, 1981; Page, 1996). Cependant, si la définition des différents clades est relativement bien établie dans la plupart de ces travaux, les relations phylogénétiques inter-clades y sont souvent indéterminées. Lorsque le lien phylogénétique entre deux clades n'est appuyé par aucune publication ni aucun élément morphologique, les clades sont gardés en polytomies (e.g. familles au sein des Eoderoceratoidea ; Fig. 2.3 ; Dommergues & Meister, 1999). Les liens entre les espèces au sein des genres et des familles sont encore plus difficiles à établir. En conséquence, lorsque ni les données de la littérature, ni une analyse rigoureuse des caractères morphologiques des espèces ne permettent de déterminer les relations phylogénétiques formelles entre ces espèces, une polytomie est conservée.

Cette reconstruction phylogénétique consiste donc en une formalisation des relations phylogénétiques entre les grands clades bien établis d'ammonites carixiennes, avec une révision de la position de chaque espèce au sein de ces grands clades. Les branches de l'arbre obtenu ne portent pas d'information temporelle ou de taux d'évolution. Toutes les espèces (i.e. les feuilles) sont donc placées à la même distance de la racine avec une distance inter-espèces toujours réduite au minimum, la distance entre les espèces les plus proches correspondant à une distance d'une unité (i.e. un nœud). L'information de distance phylogénétique entre les espèces dans ce type de reconstruction phylogénétique s'apparente à celle contenue dans un cladogramme : elle permet de déterminer quelles espèces sont les plus étroitement apparentées mais également quelles sont les relations entre les grands clades.



**Figure 2.3.** Reconstruction phylogénétique des ammonites du Carixien de la Téthys de l'Ouest et de ses confins (publiée dans Hardy et al., 2012). Les principaux clades de cette phylogénie sont numérotés de 1 à 17.

### II. Structuration biogéographique

Au Carixien, une structuration biogéographique temporaire mais très marquée, avec un fort contraste faunique entre les assemblages méditerranéens et nord-ouest européens, se superpose à la structuration géographique de la Téthys de l'Ouest (voir partie 1.2 *Contexte paléogéographique*). En effet, le Pliensbachien, et en particulier le Carixien, est généralement considéré comme une période de crise biotique dans le sens où les contrastes fauniques entre les domaines méditerranéen et nord-ouest européen sont marqués (Cariou et al., 1985; Meister & Stampfli, 2000; Dommergues et al., 2009).

Historiquement, la différenciation biotique entre ces deux régions est connue depuis les travaux fondateurs de (Neumayr, 1872, 1883). Cette différenciation faunique est remarquable et largement documentée pour ammonites (Dubar, 1954; Donovan, 1967; Hallam, 1969; Howarth, 1973; Sapunov, 1974; Enay, 1980; Dommergues, 1982; Enay & Mangold, 1982; Geczy, 1984; Cariou et al., 1985; Smith & Tipper, 1986; Dommergues, 1987; Dommergues & Meister, 1991; Dommergues, 1994; Meister & Stampfli, 2000; Dommergues et al., 2009; Dera et al., 2011b), mais a également été identifiée chez d'autres groupes marins tels que les bélemnites (e.g. Doyle, 1987, 1994), les brachiopodes (Ager, 1967, 1973, Vörös, 1977, 1993, 2016), les bivalves (e.g. Hallam, 1977) et les ostracodes (Bate, 1977; Lord, 1988; Arias & Whatley, 2005; Arias, 2007). On peut alors parler de provinces biogéographiques (e.g. Udvardy, 1975; Rosenzweig, 1995) méditerranéenne et nord-ouest européenne (notées provinces MED et NWE dans la suite du manuscrit). Le fait que ce provincialisme touche des organismes phylogénétiquement très éloignés et aux modes de vie aussi bien nectoniques que benthiques renforce l'hypothèse d'une barrière biogéographique constituée de surface émergées ou à tendance émersive.

La province NWE est relativement homogène en terme de répartition des faunes d'ammonites, exception faite du bassin lusitanien qui correspond à un important centre d'endémisme (Dommergues & Mouterde, 1987; Dommergues & El Hariri, 2002). Au contraire, la province MED apparait comme plus complexe, et a parfois été divisée en trois sous-provinces: les sous-provinces méditerranéenne au sens strict, austroalpine et pontique (Dommergues et al., 2009). Dans le cadre de notre travail, nous ne considèrerons que la province MED dans son ensemble. Ce choix est justifié par le fait que (1) les effectifs sont trop faibles dans la sous-province pontique pour pouvoir effectuer des analyses statistiques comparatives avec les assemblages des autres sous-provinces ; et (2) bien que les sous-provinces austro-alpine et pontique constituent des zones de mélange d'espèces MED et NWE (Dommergues et al., 2009), leurs assemblages sont largement dominés, en termes d'occurrences comme d'abondance, par des taxons MED (J.-L. Dommergues, communications personnelles). De plus, le fait de considérer la province MED dans son ensemble entraine une diminution des contrastes

fauniques avec la province NWE (puisque les assemblages mixtes austro-alpins et pontiques y sont inclus), ce qui implique que les signaux de différenciation biogéographique restant perceptibles reflètent en théorie une structuration fondamentale très robuste.

Les échanges fauniques entre les deux provinces sont rares et se limitent essentiellement à l'occurrence de quelques espèces NWE dans les localités austroalpines et pontiques (Dommergues & Meister, 1991 ; Dommergues et al., 2009 ; J.-L. Dommergues, communications personnelles). Ces occurrences sont néanmoins d'une importance cruciale puisque ce sont elles qui permettent l'établissement de corrélations biostratigraphiques entre les deux provinces (voir partie 1.1. *Contexte Biochronostratigraphique*).

Ce provincialisme des faunes d'ammonites se maintient pendant tout le Carixien avec cependant des intervalles où la différenciation faunique est plus ou moins marquée. Dera et al. (2010, 2011b) notent l'incursion de faunes MED dans la province NWE pendant la zone à Davoei en s'appuyant sur les travaux de Meister & Stampfli (2000), qui eux, cependant, ne relèvent pas une telle dynamique. De plus, pour Dommergues (1982) et Meister & Stampfli (2000), la zone à Davoei correspond à une période de différenciation provinciale quasiment absolue où les échanges fauniques sont presque totalement interrompus; tandis que pour Dera et al. (2011b), le provincialisme apparait comme moins marqué que dans les deux précédentes chronozones. Bien que ce ne soit pas explicité dans ces publications, ces interprétations diamétralement opposées proviennent probablement du fait que les premiers auteurs traitent de l'abondance des spécimens, alors que Dera et al. (2011b) s'intéressent au nombre d'occurrences. Nos données, basées uniquement sur des occurrences, viennent appuver les conclusions de Dera et al. (2011b) puisque la proportion d'espèces partagées entre les deux provinces passe de ~17% pendant la zone à Jamesoni à 24% puis 34%, respectivement pendant les zones à Ibex et Davoei (Dommergues et al., 2009 ; Fig. 2.4). Quoi qu'il en soit, ces auteurs s'accordent à dire que les échanges fauniques restent trop faibles pour perturber le provincialisme en place au Carixien. Le maintien du provincialisme durant la zone à Davoei est cependant étonnant compte tenu du fait que cet intervalle est marqué par une chute du taux d'endémisme et une légère augmentation des températures de eaux de surface, et s'inscrit dans une phase de transgression de second ordre qui aurait potentiellement pu permettre un passage plus important des organismes entre provinces avoisinantes (Dommergues & El Hariri, 2002; Dommergues et al., 2009; Dera et al., 2011b).



**Figure 2.4.** Hypothèse phylogénétique, durées de vies et occurences des ammonites de la Téthys de l'Ouest dans les provinces NWE et MED au cours des trois chronozones du Carixien. Les étoiles rouges marquent l'enracinement des principaux clades présentés à droite de la figure et les couleurs des durées de vie et des symboles associés aux occurences correspondent à la répartition des espèces au sein des deux provinces (rouge = MED, orange = mixte à dominante MED, bleu foncé = NWE, bleu pâle = mixte à dominante NWE). Abréviation: sp. espèce.

41

# III. Variations de richesse spécifique et distribution phylogénétique des extinctions

Les fluctuations de la richesse spécifique des ammonites carixiennes des provinces MED et NWE ont été comparées par Dommergues et al. (2009). La richesse spécifique de la province MED est au moins deux fois plus importante que la richesse spécifique de la province NWE durant tout le sousétage carixien. Les courbes de raréfactions utilisées pour estimer cette richesse à effort d'échantillonnage égal montre que la richesse de la province MED est probablement sous-estimée, de nombreuses espèces restant potentiellement encore à découvrir (Fig. 2.5).

La richesse spécifique des ammonites du Carixien tend globalement à décroître tout au long de l'intervalle (avec une chute plus importante dans la province MED) bien qu'un pic de richesse, probablement lié à une augmentation du taux d'apparitions (Dera et al., 2010), soit enregistré dans la zone à Ibex (Dommergues et al., 2009). Les fluctuations de richesse spécifique sont synchrones dans les deux provinces pendant tout le Carixien, y compris lorsqu'elles sont calculées en supprimant les espèces communes aux deux provinces. L'importante chute de richesse spécifique détectée à la transition Ibex/Davoei et le maintien d'une richesse relativement faible pendant la zone à Davoei pourrait être dû à l'augmentation des températures de surface des eaux enregistrée pendant cet intervalle (voir partie 1.3. *Contexte paléoenvironnemental*).



**Figure 2.5.** Richesse spécifique des ammonites du Carixien des provinces MED et NWE les sous-chronozones successives (modifiée d'après Dommergues et al., 2009). Cette richesse est calculée grâce à une méthode de raréfaction pour 27 localités de chaque sous-chronozone et chaque province. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95% calculés en utilisant la formule de MaoTau (Mao et al., 2005).

Les travaux de Hardy et al. (2012) font suite à ceux de Dommergues et al. (2009) en abordant cette fois la distribution phylogénétique des extinctions chez les ammonites carixiennes de la Téthys de l'Ouest. Cette étude révèle (1) que les extinctions des ammonites ne sont pas phylogénétiquement aléatoires et qu'un fort groupement phylogénétique des extinctions tend à être présent à tous les niveaux de la phylogénie ; (2) que ce groupement est plus fort pendant la zone à Davoei que dans les précédentes chronozones ; et (3) qu'il ne peut être imputé à la distribution géographique des espèces, ce facteur ayant été contrôlé au cours de l'étude.

## **CHAPITRE 3**

## RELATIONS DE *SIMILARITY DISTANCE DECAY* CHEZ LES AMMONITES DU PLIENSBACHIEN INFERIEUR : EFFETS D'ECHELLE ET SIGNAL BIOGEOGRAPHIQUE

### **CHAPITRE 3**

## RELATIONS DE *SIMILARITY DISTANCE DECAY* CHEZ LES AMMONITES DU PLIENSBACHIEN INFERIEUR : EFFETS D'ECHELLE ET SIGNAL BIOGEOGRAPHIQUE

### I. La relation de *Similarity Distance Decay*

#### 1.1. Principe

Edictée par (Tobler, 1970), la Première Loi de la Géographie stipule que « tout interagit avec tout, mais deux objets proches ont plus de chances de le faire que deux objets éloignés ». Relativement intuitive, cette relation négative entre distance géographique et similarité fait référence aux motifs de distribution spatialement autocorrélés omniprésents en géographie, en géologie ou encore en écologie. Elle a toujours suscité beaucoup d'intérêt, et ce particulièrement au cours des deux dernières décennies (Condit et al., 2002; Tuomisto et al., 2003; Green et al., 2004; Steinitz et al., 2006; Qian & Ricklefs, 2007; Novotny et al., 2007; Soininen & Hillebrand, 2007; Qian, 2009; Soininen, 2010; Morlon et al., 2011; Steinbauer et al., 2012; Astorga et al., 2012; Wetzel et al., 2012; Barton et al., 2013; Capinha et al., 2015). Bien que la notion d'espace dans les processus écologiques ait été considérée dès l'avènement de l'écologie en tant que discipline scientifique, Nekola & White (1999) et Hubbell (2001) furent les premiers à formaliser et à quantifier le taux de différenciation biotique en fonction de la distance géographique. Cette relation, communément appelée Similarity Distance Decay (SDD), fait référence en biogéographie à la décroissance de similarité compositionnelle entre deux assemblages taxinomiques (généralement d'espèces ; e.g. Condit et al., 2002; Qian et al., 2005; Capinha et al., 2015) lorsque la distance géographique les séparant augmente. Cette relation de SDD provient de l'interaction entre les capacités de dispersion des organismes et la décroissance de similarité environnementale allant de pair avec l'augmentation de la distance géographique (Nekola & White, 1999). La relation de SDD, supposée être exponentielle décroissante, est le plus souvent représentée par une régression linéaire entre la similarité taxinomique log-transformée de paires d'assemblages et la distance géographique les séparant (Fig. 3.1; Nekola & White, 1999; McDonald et al., 2005; Steinitz et al., 2006; Astorga et al., 2012; Wetzel et al., 2012). L'hypothèse sous-jacente est que plus la pente de la droite de régression (appelée « taux de SDD ») est importante, plus la différenciation inter-assemblages est marquée et donc plus les capacités de dispersion des espèces sont limitées et/ou plus leur environnement est hétérogène, limitant ainsi leur propagation sur de grandes distances géographiques.



**Figure 3.1.** Représentation d'une relation de SDD théorique avant (A) et après log-transformation des valeurs de similarité (B).

Malgré la contribution majeure de Nekola & White (1999) à l'établissement de la relation de SDD, les fondements théoriques de cette relation restent encore mal compris et les méthodes permettant de l'estimer ne sont toujours pas formalisées. Cette absence de fondements a conduit à l'emploi d'une grande diversité de méthodes (indices de similarité faunique, mesures de distance géographique, outils statistiques d'estimation de la relation, échelles spatiales, etc.) et à la proposition de diverses hypothèses explicatives des motifs de SDD (Condit et al., 2002; Tuomisto et al., 2003; Green et al., 2004; Steinitz et al., 2006; Qian & Ricklefs, 2007; Novotny et al., 2007; Soininen & Hillebrand, 2007; Qian, 2009; Soininen, 2010; Morlon et al., 2011; Steinbauer et al., 2012; Astorga et al., 2012; Wetzel et al., 2012; Barton et al., 2013; Capinha et al., 2015). Différents travaux ont cependant tenté de redéfinir le cadre d'utilisation de cette méthode (Soininen et al., 2007; Morlon et al., 2008; Nekola & McGill, 2014) et d'évaluer l'influence de différents facteurs sur cette relation, tels que la distribution de l'abondance des espèces et l'agrégation spatiale des populations (Morlon et al., 2008), les propriétés des organismes et des écosystèmes (Astorga et al., 2012; Bahram et al., 2013), et l'échelle spatiale et d'échantillonnage utilisées (Soininen et al., 2007; Steinbauer et al., 2012; Nekola & McGill, 2014). Toutefois, l'estimation des relations de SDD ainsi que l'interprétation et la fiabilité des motifs observés restent débattues (e.g. Soininen et al., 2007; Baselga, 2007; Soininen & Hillebrand, 2007).

### 1.2. Applications

La relation de SDD mesure le taux spatial de renouvellement taxinomique et permet ainsi en théorie de décrire, comparer et expliquer certains motifs macroécologiques. En règle générale, elle est utilisée sur des espèces actuelles comme mesure de beta-diversité (e.g. Condit et al., 2002; Green et al., 2004; Qian et al., 2005; Fitzpatrick et al., 2013) pour : (*i*) appréhender les motifs de distribution spatiale des espèces associés à différentes variables environnementales (e.g. Tuomisto et al., 2003; Astorga et al., 2012; Bahram et al., 2013; Capinha et al., 2015), (*ii*) estimer leurs capacités de dispersion (e.g. Wetzel et al., 2012), et parfois même (*iii*) déterminer la validité d'écorégions (McDonald et al., 2005). Présentée comme une relation fondamentale de la biodiversité et donc largement étudiée en biogéographie, la relation de SDD n'a jusqu'à présent été abordée que très rarement sur des données fossiles (Miller et al., 2009; Brayard & Escarguel, 2013).

#### 1.3. Inconvénients avérés des mesures de SDD

L'un des principaux points faibles de la relation de SDD, fut énoncé dès le départ par Nekola & White (1999), est sa forte dépendance aux effets d'échelle. Cette relation est en effet largement influencée par (1) l'étendue spatiale (la totalité de l'aire géographique couverte par l'étude), et (2) la « taille de grain » (l'aire au sein de laquelle un échantillonnage unique est fait, e.g. quadra, parcelle, pixel ; Cressie, 1993; Magurran, 2004). De nombreuses études en géographie et en écologie ont montré que la variation en terme de similarité tend à augmenter quand la taille de grain diminue (e.g. (Openshaw, 1983; Wiens, 1989; Allen & Hoekstra, 1991), générant ainsi une augmentation ou une diminution du taux de SDD selon que les assemblages gagnent ou perdent en similarité (Nekola & White, 1999). De même, une augmentation de la taille de l'aire étudiée fera varier le taux de SDD de manière imprévisible selon que cette aire inclut de plus en plus d'hétérogénéités environnementales et de barrières à la dispersion des organismes, ou qu'elle inclut de plus en plus de d'isolats des mêmes environnements susceptibles d'héberger des assemblages similaires (Nekola & White, 1999). Cette échelle-dépendance génère donc une instabilité des taux de SDD et peut ainsi fragiliser la validité des interprétations (macro)écologiques tirées des patterns observés.

L'indice de similarité/dissimilarité taxinomique utilisé est également susceptible de modifier les résultats des analyses de SDD (Baselga, 2007). Le plus fréquemment utilisé est l'indice de similarité de Sørensen (Sørensen, 1948; d'après Dice, 1945) (e.g. Condit et al., 2002; Morlon et al., 2008; Astorga et al., 2012; Brayard & Escarguel, 2013; Bahram et al., 2013; Fitzpatrick et al., 2013). Cet

indice correspond au complément du coefficient de dissimilarité de Bray-Curtis pour les données de présence/absence (Koleff et al., 2003; Legendre & Legendre, 2012, pp. 263, 285-286) et se calcule comme suit :

$$\beta_{sor} = \frac{2a}{2a+b+c}$$
 (Koleff et al., 2003)

où *a* correspond au nombre total de taxons communs aux deux assemblages étudiés, *b* au nombre total de taxons présents exclusivement dans l'un des deux assemblages, et *c* au nombre total de taxons présents exclusivement dans l'autre assemblage. Cet indice donne ainsi un double poids à la présence partagée, ce qui revient à considérer que la présence d'un taxon dans un assemblage est plus informative que son absence. De ce fait, il permet de diminuer l'importance des fausses absences dans le registre fossile, essentiellement générées par des biais d'échantillonnage et de préservation. L'indice de Sørensen varie entre 0 et 1, les valeurs élevées indiquant une forte similarité dans la composition taxinomique des assemblages comparés. Le principal inconvénient de cet indice est qu'il demeure sensible aux différences de richesses taxinomiques entre les assemblages : plus cette différence est grande et plus la valeur de l'indice de similarité sera faible (Lennon et al., 2001; Chao et al., 2005; Baselga, 2010; Magurran & McGill, 2011; Baselga, 2012; Alroy, 2015). Cette propriété peut être problématique car l'indice ne varie donc pas uniquement en fonction du renouvellement taxinomique des assemblages. Ceci est d'autant plus vrai pour les analyses portant sur des données fossiles où l'absence de taxons, et donc la faible richesse d'un assemblage, peut être due à des biais de préservation.

L'indice de Simpson (Simpson, 1943) permet de s'affranchir de ces problèmes de différence de richesse car il mesure uniquement le renouvellement taxinomique, indépendamment des différences de richesse entre les assemblages (Lennon et al., 2001; Koleff et al., 2003; Baselga et al., 2007; Baselga, 2010):

$$\beta_{sim} = 1 - \frac{a}{\min(b,c) + a}$$
 (Koleff et al., 2003)

Cependant, son utilisation dans le cadre de la SDD reste occasionnelle (e.g. Baselga, 2007; Qian, 2009; Capinha et al., 2015), probablement parce que Nekola & White (1999) avaient initialement opté pour l'indice de Jaccard (Jaccard, 1900; Koleff et al., 2003) qui est identique à l'indice de Sørensen, à l'exception d'un poids équivalent donné aux présences et absences partagées :

$$\beta_{\rm J} = \frac{a}{a+b+c}$$
 (Koleff et al., 2003)

### II. Article publié dans Palaeontology

Ce troisième chapitre fait l'objet d'un article publié dans la revue *Palaeontology*. Deux aspects méthodologiques, complémentaires au contenu principal de ce travail, ont notamment retenu notre attention au cours de sa préparation: (1) la forme générale du nuage de point de SDD et en particulier la forme de son toit, et (2) le traitement des valeurs nulles de similarité inter-assemblages dans les analyses de SDD. Ces deux points n'ont pas été développés dans l'article mais sont rédigés en anglais et disponibles en Annexe 3.

Dans la littérature, les nuages de points de SDD sont en règle générale très dispersés et de forme polygonale (typiquement, un triangle dans l'angle inférieur gauche du diagramme ; e.g. Maloney & Munguia, 2011; Astorga et al., 2012; Wetzel et al., 2012; Nekola & McGill, 2014). Dans ce cas, il peut être informatif de compléter l'analyse de SDD par une régression sur le toit du nuage de point, permettant de caractériser la relation entre les valeurs maximales de similarité taxinomique inter-assemblages et la distance géographique. Une méthode de calcul permettant d'effectuer cette régression a été proposée par (Blackburn et al., 1992). Nous l'avons formalisée dans un programme R disponible en Annexe 3. Cependant, cette relation, bien qu'intéressante, reste difficile à interpréter, et c'est pourquoi elle n'est pas mentionnée dans l'article publié dans *Palaeontology*, mais présentée en Annexe 3.

Le deuxième aspect méthodologique concerne le traitement des valeurs de similarité nulles, point qui n'est jamais traité en détail dans la littérature de SDD. Nekola & White (1999) les suppriment tout simplement de leurs analyses sans réellement argumenter leur choix, et Steinbauer et al. (2012) recommandent de les supprimer ou bien d'utiliser un modèle linéaire généralisé qui permet de s'en affranchir. Bien que ces valeurs nulles puissent résulter de biais de préservation et/ou d'échantillonnage, elles sont potentiellement porteuses d'un signal macroécologique important (i.e. à partir de quelle distance les échanges fauniques entre assemblages sont-ils interrompus?). Les supprimer à priori implique donc le risque de perdre cette information macroécologique. Des analyses effectuées sur notre jeu de données avec et sans les valeurs nulles de similarité montrent que ces dernières n'ont, dans notre cas, que très peu d'influence sur les relations de SDD, et que leur suppression ne modifie donc en rien l'interprétation macroécologique de nos résultats (Annexe 3). Cette suppression permet en outre de s'affranchir du problème de log-transformation des valeurs de similarité. En effet, lorsque ces valeurs nulles sont conservées, nous ajoutons 1 à toutes les valeurs de similarité pour éviter de travailler avec des valeurs de log(0) qui tendent vers -  $\infty$ . Cependant, le fait d'ajouter 1 aux valeurs de similarité de Sørensen, avant de les log-transformer, supprime la relation exponentielle liant initialement la similarité compositionnelle à la distance géographique. La méthode la plus rigoureuse consiste donc à supprimer ces valeurs nulles de similarité pour effectuer les analyses de SDD.

#### 2.1. Résumé de l'article

Bien qu'il s'agisse d'un outil très largement utilisé en macroécologie, la fiabilité des analyses de SDD dans l'étude des patterns spatiaux de biodiversité n'a été que peu abordée dans la littérature. Pourtant, cette relation est connue pour être influencée par l'échelle spatiale, d'échantillonnage et l'indice de similarité taxinomique utilisés. Un examen de la littérature révèle que :

- Un troisième paramètre pouvant également influencer les patterns de SDD n'a jamais été pris en compte : le niveau phylogénétique auquel les analyses sont menées ;
- 2. L'effet potentiel d'une forte structuration biogéographique sur les patterns de SDD reste encore largement inconnu ;
- Cette relation a été principalement étudiée sur des organismes actuels, essentiellement terrestres, et très peu sur des espèces fossiles et marines.

Dans ce contexte, les ammonites apparaissent comme l'un des groupes d'organismes marins les plus appropriés pour étudier les patterns de SDD au cours des temps géologiques. En effet, leur large distribution spatio-temporelle est contrôlée par des processus de dispersion à grande échelle encore relativement incertains (e.g. capacités de dispersion au stade adulte potentiellement liées à la morphologie de la coquille et/ou dérive planctonique lors des premiers stades post-embryonnaires) que pourraient éclairer des analyses de SDD. La haute résolution spatio-temporelle de notre base de données des ammonites du Pliensbachien inférieur de la Téthys de l'Ouest et de ses confins nous permet d'aborder cette problématique, mais également de mener une approche multi-échelle pour répondre aux questions suivantes :

- 1. Quels sont les effets d'échelle auxquels sont sujets les patterns de SDD des ammonites du Pliensbachien inférieur ?
- 2. Les analyses de SDD permettent-elles de détecter la présence d'une forte structuration biogéographique telle que celle caractérisant notre base de données ?
- 3. Les changements climatiques enregistrés pendant cet intervalle affectent-ils les patterns de SDD et la dispersion des ammonites ?

Les analyses de SDD sont ici effectuées à deux échelles spatiales emboitées (i.e. province et Téthys de l'Ouest) et à deux niveaux d'échantillonnage (i.e. localité fossilifère et groupe de localités), ainsi qu'à deux niveaux phylogénétiques différents (i.e. espèce et clade). Comme dans la majorité des

études de SDD, l'indice de Sørensen est utilisé pour estimer la similarité taxinomique interassemblages. Cependant, nous contrôlons explicitement le fait que celui-ci ne soit pas influencé par des différences de richesse taxinomique.

L'approche multi-échelles révèle qu'une augmentation de la taille de grain entraine une diminution de la variation des valeurs de similarité et augmente la similarité taxinomique moyenne, mais que son effet sur le taux de SDD est imprévisible. La conséquence la plus remarquable du changement de niveau phylogénétique de l'espèce à celui du clade porte sur la distribution des points correspondant aux paires d'assemblages intra- et inter-province au sein du nuage de SDD. En effet, la forte ségrégation observée à l'échelle de l'espèce disparait au niveau du clade, laissant supposer une absence de structuration biogéographique en deux provinces à ce niveau phylogénétique. Cependant des analyses d'ordination nous montrent que le provincialisme est maintenu au niveau du clade, ce qui signifie que la SDD ne le détecte simplement plus à ce niveau phylogénétique élevé. La SDD se révèle également être une méthode inadaptée à la détection de barrières biogéographiques car (1) la forme du nuage de point ne donne que très peu d'informations sur la présence d'une structuration biogéographique, et (2) le taux de SDD ne se révèle fiable en temps qu'indicateur que lorsque cette structuration est forte et lorsque les analyses sont menées à différentes échelles spatiales emboitées (e.g. séparément au sein de différentes provinces biogéographiques et au sein d'une aire comprenant toutes ces provinces). Enfin, les différences de taux et motifs de SDD observées entre les provinces MED et NWE nous indiquent que la dispersion à grande échelle des ammonites du Pliensbachien inférieur était fortement influencée par leur environnement : les espèces se dispersent sur de plus grandes distances dans la province MED, plus homogène en termes de paléoenvironnements que la province NWE. Deux hypothèses sont généralement avancées concernant la dispersion à grande échelle des ammonites : celle-ci aurait eu lieu essentiellement (1) au stade adulte et varierait en fonction de la capacité de nage des espèces, supposée être liée à la morphologie de leur coquille ; et/ou (2) au cours des premiers stades embryonnaires et juvéniles suivant l'éclosion via une dérive planctonique passive. Or, la différence de dispersion observée entre les deux provinces n'est vraisemblablement pas due aux caractéristiques morphologiques des espèces d'ammonites (i.e. volume du phragmocône et involution de la coquille) car (1) les espèces des deux provinces ne se distinguent pas en terme de morphologie ; et (2) on n'observe pas de différence récurrente de taux de SDD entre des groupes d'espèces aux morphologies contrastées. Ces résultats suggèrent que la dispersion à grande échelle des ammonites du Pliensbachien inférieur de la Téthys de l'Ouest résulte essentiellement de processus de dérive planctonique ayant lieu au cours des premiers stades embryonnaires. Enfin, les variations des taux de SDD au cours du Pliensbachien inférieur n'indiquent pas de forte modification de la dispersion des espèces en lien avec le réchauffement climatique enregistré pendant la chronozone à Davoei).

[Palaeontology, Vol. 59, Part 5, 2016, pp. 671-687]

## GAUGING SCALE EFFECTS AND BIOGEOGRAPHICAL SIGNALS IN SIMILARITY DISTANCE DECAY ANALYSES: AN EARLY JURASSIC AMMONITE CASE STUDY

### *by* AXELLE ZACAÏ<sup>1</sup>, ARNAUD BRAYARD<sup>1</sup>, JEAN-LOUIS DOMMERGUES<sup>1</sup>, CHRISTIAN MEISTER<sup>2</sup>, GILLES ESCARGUEL<sup>3</sup>, RÉMI LAFFONT<sup>1</sup>, BRUNO VRIELYNCK<sup>4</sup> and EMMANUEL FARA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Université de Bourgogne Franche-Comté, 6 Boulevard Gabriel, 21000, Dijon, France; axelle.zacai@gmail.com, arnaud.brayard@u-bourgogne.fr, jean-louis.dommergues@u-bourgogne.fr, remi.laffont@u-bourgogne.fr, emmanuel.fara@u-bourgogne.fr <sup>2</sup>Département de Géologie et de Paléontologie, Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, 1 Route de Malagnou, 1211, Genève 6, Switzerland; christian.meister@ville-ge.ch

<sup>3</sup>UMR CNRS 5023 Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, Université Claude Bernard Lyon 1, Boulevard du 11 Novembre 1918, 69622, Villeurbanne Cedex, France; gilles.escarguel@univ-lyon1.fr

<sup>4</sup>UMR CNRS 7193 ISTeP, Université Pierre et Marie Curie – Paris 6, 4 place Jussieu, 75005, Paris, France; bruno.vrielynck@upmc.fr

Typescript received 30 March 2016; accepted in revised form 29 June 2016

Abstract: In biogeography, the similarity distance decay (SDD) relationship refers to the decrease in compositional similarity between communities with geographical distance. Although representing one of the most widely used relationships in biogeography, a review of the literature reveals that: (1) SDD is influenced by both spatial extent and sample size; (2) the potential effect of the phylogenetic level has yet to be tested; (3) the effect of a marked biogeographical structuring upon SDD patterns is largely unknown; and (4) the SDD relationship is usually explored with modern, mainly terrestrial organisms, whereas fossil taxa are seldom used in that perspective. Using this relationship, we explore the longdistance dispersal of the Early Jurassic (early Pliensbachian, c. 190.8 Ma to 187.6 Ma) ammonites of the western Tethys and adjacent areas, in a context of marked provincialism. We show that the long-distance dispersal of these ammonites

THE negative relationship between geographical distance and similarity has received much attention since its establishment as the 'first law of geography' by Tobler (1970). This intuitive relationship refers to spatially autocorrelated distributional patterns that are omnipresent in geography, geology and ecology, for example. Although the consideration of space in ecological phenomena is as old as ecology itself, Nekola & White (1999) and Hubbell (2001) were the first to formalize the rate of biotic compositional change relative to geographical distance. This relationship, termed the 'similarity distance decay' (SDD), is not related to shell size and shape, but rather to the environmental characteristics of the province to which they belong. This suggests that their long-distance dispersal may have been essentially driven by passive planktonic drift during early juvenile, post-hatching stages. Furthermore, it seems that the SDD relationship is not always an appropriate method to characterize the existence of a biogeographical structuring. We conducted SDD analyses at various spatial, sampling and phylogenetic scales in order to evaluate their sensitivity to scale effects. This multi-scale approach indicates that the sampling scale may influence SDD rates in an unpredictable way and that the phylogenetic level has a major impact on SDD patterns.

**Key words:** similarity distance decay, Pliensbachian, ammonites, biogeography, provincialism, scale effects.

refers in biogeography to the average decrease in compositional similarity between two taxonomic (classically, species) assemblages as the geographical distance between them increases. As such, the SDD relationship measures the taxonomic turnover rate, making it suitable to describe, compare and explain biodiversity patterns (e.g. Condit *et al.* 2002; Steinitz *et al.* 2006; Soininen *et al.* 2007; Morlon *et al.* 2008, 2011; Qian 2009; Astorga *et al.* 2012; Capinha *et al.* 2015). SDD arises from the decrease in environmental similarity with geographical distance and/or from the dispersal abilities of organisms (Nekola & White 1999). For taxa dispersing freely along a continuous environmental gradient, the expected SDD relationship is an exponential decrease (Nekola & White 1999; compound exponential in Hubbell 2001). However, the scale-dependency of this relationship makes it strongly influenced by both spatial extent (the entire area covered by the study) and grain size (the area over which a single observation is made). Many studies in geography and ecology have shown that variation in similarity increases as grain size decreases (e.g. Openshaw 1983; Wiens 1989; Allen & Hoekstra 1991) and SDD rate is expected to be strongest when the spatial extent is maximized (i.e. the larger it is, the more environmental heterogeneities and/ or dispersal barriers it can encompass; Nekola & White 1999). However, a third parameter may influence SDD patterns but has never been tested: the phylogenetic level at which SDD analyses are conducted. We hypothesize that SDD rates should be lower at high phylogenetic levels. Additionally to this scale dependence, the effect of a marked biogeographical structuring upon SDD patterns remains largely unknown (but see McDonald et al. 2005; Maloney & Munguia 2011). Finally, the SDD relationship is usually explored with modern, mainly terrestrial organisms, whereas fossil taxa are seldom used (but see Miller et al. 2009; Brayard & Escarguel 2013). In that perspective, ammonites appear as one of the most appropriate marine groups to investigate SDD patterns through evolutionary times, at the species or higher taxonomical levels. Indeed, they have a wide spatio-temporal distribution controlled by processes of long-distance dispersal that remain elusive (e.g. swimming abilities putatively related to their shell morphology; Brayard & Escarguel 2013; Monnet et al. 2013; Ritterbush et al. 2014; Lukeneder 2015).

Here we analyse a dataset that contains 1711 georeferenced occurrences of ammonite species from the early Pliensbachian (Early Jurassic, c. 190.8  $\pm$  1 Ma to 187.6  $\pm$  1 Ma, Gradstein *et al.* 2012; Fig. 1A) of the western Tethys and adjacent areas (Fig. 1B). The early Pliensbachian is known as a time during which provincialism was pronounced between the south-western (Mediterranean) and the north-western (Europe) Tethys for ammonites (Neumayr 1872, 1883; Dubar 1954; Donovan 1967; Hallam 1969; Géczy 1973, 1984; Howarth 1973; Sapunov 1974; Enay 1980; Dommergues 1982, 1987, 1994; Cariou et al. 1985; Phelps 1985; Smith & Tipper 1986; Dommergues & Meister 1991; Meister & Stampfli 2000; Dommergues et al. 2009), belemnites (Doyle 1987, 1994), brachiopods (Ager 1967, 1973; Vörös 1977, 1993), ostracods (Bate 1977; Lord 1988; Arias & Whatley 2005) and bivalves (Hallam 1977). This sharp biogeographical contrast was certainly due to a chain of emerged or shallow areas forming a barrier between the two main provinces (Dommergues & Meister 1991; Meister & Stampfli 2000; Dommergues et al. 2009). Moreover, early Pliensbachian marine deposits are widely exposed in Europe and North Africa, where they have been extensively studied since the nineteenth century, thus providing adequate material to perform large-scale biogeographical studies. Last but not least, these deposits document significant oceanographic and climatic fluctuations (e.g. a warming at the end of the early Pliensbachian) that may have affected biogeographical patterns (Rosales et al. 2004; van de Schootbrugge et al. 2005; Arias 2007; Dera et al. 2009*a*, *b*, 2011*a*, 2014). Dommergues *et al.* (2009) thoroughly revised the alpha-taxonomy of the ammonite dataset and Hardy et al. (2012) built upon this work by further introducing a species-level phylogenetic hypothesis that was used to demonstrate the pervasive phylogenetic clustering of extinctions among ammonites at that time. Here we address the following questions:

- 1. What are the scale effects on the early Pliensbachian ammonites SDD patterns?
- 2. Can SDD analyses detect a biogeographical structuring?
- 3. Can SDD patterns decipher the long-distance dispersal mechanisms of the early Pliensbachian ammonites?
- 4. Do the climate changes recorded during this interval affect the SDD patterns and the dispersal of ammonites?

#### MATERIAL AND METHOD

#### Dataset

We used an updated version of the dataset of Dommergues *et al.* (2009) (see Zacaï *et al.* 2016, suppl. table 1). It consists of 213 revised early Pliensbachian ammonite species distributed among 100 fossil localities of the western Tethys and adjacent areas (Fig. 1B; Zacaï *et al.* 2016, suppl. table 1). Occurrences are documented for the three successive chronozones of the early Pliensbachian: Jamesoni, Ibex and Davoei (Dean *et al.* 1961; Gradstein *et al.* 2012; Fig. 1A). The chronozone level was chosen as temporal scale because: (1) it represents the best compromise between a high spatio-temporal resolution and a large sample size; and (2) correlations between the north-west European (NWE) and the Mediterranean (MED) provinces are robust at this scale (Dommergues & Meister 1991; Page 2003).

#### The similarity distance decay relationship

The SDD relationship is figured by a scatterplot on which each data point represents the compositional similarity



**FIG. 1.** Biostratigraphical and palaeogeographical contexts of the early Pliensbachian. A, succession of ammonite chronozones (Page 2003) and their approximate absolute ages (Gradstein *et al.* 2012). B, palaeogeographical reconstruction of the western Tethys and adjacent areas with indication of the 100 fossil localities considered in the present paper. The NW European (NWE) and Mediterranean (MED) localities are distinguished by symbols. *Abbreviations*: Ad, Adria bloc; Africa, African bloc; Anatolia, Anatolian bloc; Eurasia, Eurasian bloc; Iberia, Iberian bloc. Colour online.

between two assemblages (y-axis) according to the geographical distance separating them (x-axis). We used the Sørensen coefficient of taxonomic similarity (Sørensen 1948; based on Dice 1945), which is the complement of the Bray-Curtis dissimilarity coefficient for presence/ absence data (Legendre & Legendre 2012, pp. 263, 285-286). We computed all non-zero similarity values with the Sørensen coefficient as is recommended for incidence data (Vellend 2001; Magurran 2004; Morlon et al. 2008; Legendre & Legendre 2012) and is widely used for the study of SDD relationships (e.g. Condit et al. 2002; Astorga et al. 2012; Bahram et al. 2013; Brayard & Escarguel 2013; Fitzpatrick et al. 2013). Furthermore, it is appropriate for palaeontological data because it gives a double weight to shared presence and underweights unique occurrence (Magurran 2004; Brayard et al. 2007; Legendre & Legendre 2012, p. 276). However, the Sørensen coefficient is known to be sensitive to differences in species richness (Lennon et al. 2001; Chao et al. 2005; Baselga 2010, 2012; Magurran & McGill 2011; Alroy 2015). Following Baselga (2010, 2012) and Baselga & Orme (2012), we partitioned the Sørensen coefficient into two independent additive components: a replacement component (i.e. taxonomic turnover) corresponding to the Simpson coefficient (Simpson 1943) and a nestedness-resultant component accounting for taxonomic richness differences among sampled assemblages (i.e. when

the poorest assemblage corresponds to a strict subset of the richest assemblage). The correlation between these two independent components and the Sørensen coefficient was tested for significance using a one-tailed (H<sub>1</sub>: r > 0) Mantel permutation test (Mantel 1967; Manly 2006; Zacaï *et al.* 2016, suppl. table 2). A significant positive correlation between the Sørensen coefficient and the nestedness-resultant component indicates that similarity is affected by differences in taxonomic richness, whereas a significant positive correlation with the Simpson coefficient shows that the Sørensen coefficient is affected by taxonomic turnover.

Geographic distances between localities were calculated with the following procedure. Present-day geographic coordinates and the corresponding palaeogeographic blocs were recorded for each locality. The paths of the main blocs (Eurasia, Iberia, Africa) are well constrained by oceanic magnetic anomalies, but only from the Bathonian (c. 168 Ma) to the Recent. Since no major movement of the Pangea occurred much before Callovian times (c. 166 Ma), we assume that during the early Pliensbachian, the African, Eurasian and Iberian plates were in the same relative positions as during the Bathonian. We used the rotation poles established by Müller *et al.* (2008) and Torsvik *et al.* (2008). The paths of the blocs Adria and Anatolia, together with the position of the Middle-East Basin, were constrained using the tectonic reconstructions established by Ricou (1994), Golonka (2007), and Barrier et al. (2008). Computations of palaeocoordinates were made by setting the age of the early Pliensbachian to 189 Ma and by considering Eurasia as fixed. The early Pliensbachian map showing the palaeolocation of the 100 localities (Fig. 1) was drawn using the ArcGIS software (v.8.2, ESRI Inc. 2002 https://www.arcgis.com/) and modules developed by one of us (BV). Once palaeolocations were computed, the triangular matrix of great circle (i.e. orthodromic) distances between each pair of localities was calculated using QGIS v.2.0.1 (2013, Open Source Geospatial Foundation Project, http://www.qgis.org/en/ site/; Zacaï et al. 2016, suppl. table 1). The use of great circle distances implies that emerged lands are ignored in the calculation of inter-locality distances. Used in most studies on present-day and past marine and freshwater environments (e.g. Kiessling & Aberhan 2007; Miller et al. 2009; Astorga et al. 2012; Wetzel et al. 2012; Brayard & Escarguel 2013), this technique avoids many ad hoc hypotheses about the dispersal routes of organisms.

We calculated ordinary least-square linear regressions between the untransformed geographical distance matrix (D) and the ln-transformed similarity matrix  $(\ln(S))$ . This corresponds to the exponential decrease in similarity relative to geographical distance as expected for freedispersing taxa along an environmental gradient at large spatial scale (Okubo & Levin 1989; Nekola & White 1999; Nekola & McGill 2014). The slope of the regression represents the rate of SDD: the more constrained the dispersal, the steeper the slope (Nekola & White 1999; Brayard & Escarguel 2013).

For each SDD analysis, the p-value (p) corresponds to the probability that the regression slope is equal to zero. It was estimated using 10 000 randomizations (Manly 2006; Nekola & McGill 2014). The linear association between *D* and ln(*S*) was further tested for significance using a one-tailed (H<sub>1</sub>: r > 0) Mantel permutation test (Mantel 1967; Manly 2006). The associated p-value is noted p<sub>M</sub> hereafter. All linear regressions and Mantel tests were performed using R v.3.0.2. (2010, https://www.rproject.org/) with a significance level set at  $\alpha = 0.05$ .

## Multi-scale appraisal of spatial extent, grain size and phylogeny

The SDD relationship is influenced by at least two dimensional variables: the extent of the study area (i.e. spatial extent) and the size of the sampling area (i.e. grain size *sensu* Palmer & White 1994) (e.g. Nekola & White 1999; Steinbauer *et al.* 2012; Nekola & McGill 2014). However, the former represents more than a simple dimensional variable. Indeed, its influence on SDD relationships relies on the fact that the larger it is, the more susceptible it is to encompass environmental/climatic heterogeneities and dispersal barriers (Nekola & White 1999). Additionally to these two parameters, we study the influence of the phylogenetic level on SDD relationships.

Spatial extent. The early Pliensbachian is characterized by a strong faunal provincialism of ammonites in the western Tethys and adjacent areas. Their biogeographical structuring is documented at the species level (Dommergues et al. 2009; Dera et al. 2011b). It shows a marked partitioning between the NWE province and the MED province, with a thin boundary ranging from the Subbetic chains to the Brianconnais ridge (Fig. 1B). Faunal exchanges between these two provinces were essentially limited to the Austroalpine and Pontic areas that both belong to the MED province (Dommergues et al. 1983, 2009; Dommergues & Meister 1991). We analysed SDD relationships within these two well-defined biogeographical units in order to describe and compare the intra-provincial dispersal of taxa. We also conducted our analyses at the scale of the entire map (NWE + MED provinces) to explore the effects of this strong biogeographic partitioning on SDD patterns.

Grain size. The fossil locality is the smallest grain size available in our dataset (Fig. 1B; Zacaï et al. 2016, suppl. table 1). Each locality is either a single fossiliferous outcrop or a set of abutting outcrops characterized by similar geological traits (Dommergues et al. 2009). When the locality is used as the grain size, only localities with at least four species are retained in the SDD analyses. Four species represents a compromise between keeping as many localities as possible for the analyses and reducing as much as possible the gap in taxonomic richness among localities (thus limiting the richness-related bias for the Sørensen index; see 'The similarity distance decay relationship' above). The larger grain size corresponds to a regional cluster of localities (Fig. 1B; Zacaï et al. 2016, suppl. table 1). In this case, localities were empirically grouped based on: (1) the province to which they belong; (2) their palaeogeographical proximity; and (3) their faunal similarity. Faunal lists of clusters are more complete than those of the individual localities composing them; as such, they are less affected by variations in preservation and sampling error (Escarguel et al. 2011). Furthermore, these clusters represent homogeneous faunal assemblages at an ecologically meaningful level of spatial resolution. Indeed, taxonomic assemblages recorded within areas of about 10<sup>4</sup> to 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup> are usually a good approximation of metacommunities recorded at a regional/basin scale (Leibold et al. 2004; Brayard et al. 2006; Escarguel et al. 2011), corresponding to the 'Operational Ecological Unit' as defined in neutral macroecology (Hubbell 2001; Hu et al. 2006). The palaeocoordinates of clusters correspond

to the average palaeocoordinates of the localities that compose them, with inter-cluster great circle distances calculated using QGIS v.2.0.1 (Zacaï *et al.* 2016, suppl. table 1). When the cluster is used as the grain size, only clusters with at least seven species were retained in the analyses.

*Phylogeny.* SDD analyses were conducted at two distinct phylogenetic levels: the species and the clade levels. Clades are 29, mainly suprageneric, monophyletic groups composing the phylogenetic hypothesis published by Hardy *et al.* (2012; Zacaï *et al.* 2016, suppl. fig. 1). Their species richness varies from one species (e.g. *Diaphorites vetulonius*) to 28 species (corresponding to the family Tropidoceratidae). We chose the clade level rather than the generic level because the hypothesis of Hardy *et al.* (2012) invalidates the monophyly of several genera (e.g. *Polymorphites, Platypleuroceras*). Only clusters characterized by the occurrence of at least three clades were retained in the analyses.

### RESULTS

## Influence of differences in species richness on Sørensen values

For all significant SDD regressions, the values of the Sørensen coefficient show a significant positive correlation with those of the Simpson coefficient but not with those of the nestedness-resultant component (Table 1; Zacaï *et al.* 2016, suppl. table 2). This means that Sørensenbased SDD analyses are not biased by differences in species richness between assemblages and that similarity represents richness-independent species turnover only.

### Effects of grain size and phylogenetic level on SDD patterns

*Grain size.* Increasing the grain size from fossil locality to cluster of fossil localities leads to a contraction of the SDD scatterplots along the y-axis (i.e. decrease in variation of similarity) and to higher similarity values (Figs 2, 3). It also modifies the SDD rates that slightly increase or decrease in an unpredictable way (Table 1).

*Phylogenetic level.* As expected, increasing the phylogenetic level from species to clade leads to higher average similarity values and lower SDD rates (Figs 3, 4; Table 1). At the species level, although ammonites are distributed between two contrasted provinces, the SDD scatterplots of the western Tethys do not show any apparent splitting (Figs 3, 4G–I). However, a closer examination of this

pattern reveals that it results from the partial overlap of two scatterplots corresponding respectively to intra- and inter-province pairs of assemblages, regardless of grain size (Fig. 5A–F). As expected, intra-provincial pairs of assemblages tend to have higher similarity values than inter-provincial pairs of assemblages, even for similar geographical distances.

In contrast, at the clade level, the scatterplots of intraand inter-province pairs of clusters almost completely overlap (Fig. 5G–I). This suggests that either the biogeographical structuring does not exist at the clade level, or SDD fails to reveal it at this high phylogenetic level. The first alternative can be rejected because ordination analyses show that the contrast between the two provinces remains present at the clade level (Zacaï *et al.* 2016, suppl. fig. 2).

## Ability of the SDD relationship to detect biogeographical structuring

The rather homogeneous distribution of the dots within the western Tethys scatterplots reveals nothing about the underlying biogeographical structuring (Figs 2–4G–I). This faunal bi-partitioning is only observable (at the species level) when the intra- and inter-province pairs of assemblages are graphically labelled (Fig. 5A–F).

Only the fact that SDD rates are always higher at the scale of the western Tethys than at the province scale suggests that this area probably encompasses at least one dispersal barrier or is more environmentally heterogeneous than the provinces (Table 1).

## SDD patterns at the scale of the province and of the western Tethys

The most remarkable pattern when comparing the SDD analyses of the two provinces is that SDD rates are almost systematically lower in the MED province than in the NWE province, regardless the grain size and the phylogenetic level considered (Figs 2–4A–F; Table 1). When significant, the SDD rates are always higher at the scale of the western Tethys than at the province scale (Figs 2–4; Table 1).

#### SDD patterns through the early Pliensbachian

Variations of SDD patterns and rates through time differ among the various combinations of parameters explored here (grain size, phylogenetic level and spatial extent; Figs 2–4; Table 1). This, added to the non-significance of almost all regressions at the cluster/clade level (Table 1)

Grain size/phylogei	netic level	Locality/specie.	S		Cluster/species	6		Cluster/clade		
NWE province	u	51 21	48 37	23 37	51 °	48 0	23	15 0	12	
	Slone	1 EAF A	2 DEF 1	7 205 V	0 2 10F 4	7 76E A	1 00E 1	9 1 67E A	7 1 DOF 4	0 795 4
	Intercent	-0.985	-0.025-4	-0.435	-2.101-4	0.383	-1.201-4	$-1.0/ \pm -4$ -0.309	-0.255	-0.101
	Std error	0.037	0.033	0.029	0.052	0.092	0.050	0.095	0.074	0.049
	$r^2$	0.031	0.097	0.137	0.430	0.231	0.331	0.119	0.059	0.131
	b	$\ll 0.001$	$\ll 0.001$	$\ll 0.001$	<0.001	0.003	<0.001	0.037	0.156	0.107
	Рм	0.013	$\ll 0.001$	$\ll 0.001$	0.009	0.007	0.001	0.141	0.137	0.085
MED province	n	98	77	37	100	78	37	20	17	8
	Z	23	25	17	7	7	5	7	7	5
	Slope	-1.31E-4	-1.57E-4	-1.21E-4	-0.69E-4	-1.93E-4	-1.71E-4	-0.03E-4	-0.22E-4	-1.28E-4
	Intercept	-1.268	-1.047	-0.949	-0.965	-0.449	-0.537	-0.477	-0.388	-0.045
	Std error	0.071	0.060	0.079	0.152	0.170	0.313	0.139	0.080	0.017
	$r^2$	0.077	0.100	0.043	0.063	0.299	0.093	0.0001	0.024	0.215
	b	$\ll 0.001$	$\ll 0.001$	0.020	0.268	0.010	0.395	0.960	0.512	0.173
	Рм	<0.001	<0.001	0.022	0.226	0.023	0.235	0.379	0.323	0.188
Western Tethys	n	128	100	45	129	101	45	23	18	6
	Z	54	62	48	15	16	15	16	16	12
	Slope	-3.04E-4	-3.19E-4	-4.49E-4	-4.57E-4	-3.97E-4	-5.24E-4	-0.36E-4	-0.56E-4	-2.06E-4
	Intercept	-1.124	-1.029	-0.562	-0.691	-0.824	0.283	-0.481	-0.372	-0.007
	Std error	0.003	0.028	0.035	0.171	0.168	0.148	0.061	0.049	0.055
	$r^2$	0.178	0.170	0.201	0.224	0.157	0.232	0.011	0.040	0.391
	р	$\ll 0.001$	$\ll 0.001$	$\ll 0.001$	$\ll 0.001$	$\ll 0.001$	$\ll 0.001$	0.247	0.028	$\ll 0.001$
	Рм	$\ll 0.001$	$\ll 0.001$	$\ll 0.001$	<0.001	<0.001	0.001	0.258	0.068	<0.001
Biochronozone		JAM	IBEX	DAV	JAM	IBEX	DAV	JAM	IBEX	DAV
At the locality/spec icant ordinary least	ies, cluster/speci -square linear re	es and cluster/clad egressions are in <b>b</b>	le levels, only ass vold. Only non-z	emblages with at ero similarity val	least, respectively lues are retained i	four species, sev n the analyses. A	en species and tv bbreviations: n, r	vo clades were re number of taxa; ]	tained in the an N, number of si	alyses. Signif- es; r <sup>2</sup> , coeffi-

cient of determination associated to the linear regressions; p, p-value associated to the linear regressions calculated using 10 000 randomizations; p<sub>M</sub>, p-value estimating the linear

association between D and ln(S) calculated with a Mantel permutation test; JAM, Jamesoni chronozone; DAV, Davoei chronozone.

**TABLE 1**. Regression statistics for the SDD analyses of early Pliensbachian ammonites of the western Tethys.



**FIG. 2.** Similarity distance decay calculated at the locality/species level for the NWE province (A–C), the MED province (D–F), and the western Tethys (G–I) for each chronozone of the early Pliensbachian. The lines are the ordinary least-square linear regressions. Colour online.

makes any interpretation of the evolution of SDD relationships through the early Pliensbachian hazardous.

#### DISCUSSION

Multiple factors can cause a decrease in compositional similarity with increasing geographical distance, but studies of SDD relationships generally emphasize two main drivers of species turnover: (1) species dispersal abilities, advocated by dispersal theories (e.g. MacArthur & Wilson 1967; Bullock et al. 2002; Gaston 2003) and neutral theory (Bell 2001; Hubbell 2001); and (2) environmental heterogeneities underlying niche-based processes (e.g. Tilman 1982; Leibold 1995; Chase & Leibold 2003). Even if these two parameters have sometimes been treated independently (e.g. Pierson & Mack 1990; Eriksson 1998; Cottenie 2005), it is now admitted that species distribution is actually governed by their combined effect (Condit et al. 2002; Gaston 2003; Beisner et al. 2006; Soininen et al. 2007; Qian 2009; Astorga et al. 2012; Bahram et al. 2013). However, while dispersal abilities and environmental heterogeneities both control the compositional similaritygeographical distance relationship, they may not be the only two parameters effectively driving the shape of the SDD plot. Indeed, the SDD is merely a graphical representation of geographical distance-controlled species turnover which may also vary according to analytical parameters such as the spatial scales of observation (Nekola & White 1999; Morlon *et al.* 2008) and the targeted phylogenetic level.

#### Effects of grain size and phylogenetic level on SDD patterns

In agreement with Nekola & White (1999), we found that increasing the grain size leads to a decrease in variation of similarity and induces a higher average similarity. This phenomenon is comparable to the decrease in beta diversity expected when increasing grain size (e.g. Rosenzweig 1995; Anderson *et al.* 2011; Barton *et al.* 2013). The effect of grain size change over SDD rates is less clear. On the one hand, Nekola & White (1999) suspected that a larger grain size would produce a lower SDD rate and their results on boreal forests confirmed this hypothesis. On the other hand, in their study of equatorial plant forests,



**FIG. 3.** Similarity distance decay calculated at the cluster/species level for the NWE province (A–C), the MED province (D–F), and the western Tethys (G–I) for each chronozone of the early Pliensbachian. The lines are the ordinary least-square linear regressions. Colour online.

Morlon *et al.* (2008) found that grain size influences rate of decay only at the smallest grain size, due to short distance effects of aggregation of conspecific individuals. Our results do not show any consistent trend of variation of SDD rates when changing the grain size. This suggests that the influence of grain size upon SDD rates cannot be easily predicted.

The most remarkable and unpredictable effect of the increase of phylogenetic level is its major impact on the distribution of the inter- and intra-province pairs of assemblages within the SDD graphs (Fig. 5). The two scatterplots corresponding to these pairs of assemblages completely overlap at the clade level, indicating that SDD analyses only detect the early Pliensbachian ammonite provincialism at the species level or at least at the most superficial phylogenetic levels. This suggests that beyond a given phylogenetic level, SDD fails to reveal biogeographical patterns, contrary to ordination methods (Zacaï *et al.* 2016, suppl. fig. 2). A simple change of phylogenetic level could thus radically change the interpretation of SDD patterns, an issue that is barely addressed in the literature.

As a consequence, the exploration of biogeographical patterns should ideally be conducted at different

phylogenetic levels and using various grain sizes. Such multi-scale analyses may help nuance conclusions about the processes controlling SDD patterns (i.e. the dispersal abilities of organisms and the structure of their environment).

#### Can SDD analyses detect biogeographical barriers?

During the early Pliensbachian, the western Tethys was characterized by a marked faunal provincialism, dividing this area into two provinces (Fig. 1B; Dommergues *et al.* 2009). In such a case, one might expect at least three different SDD patterns: (1) two isolated scatterplots corresponding to intra- and inter-province pairs of assemblages; (2) a distribution resulting from the partial overlap of two scatterplots corresponding to intra- and inter-province pairs of assemblages; and (3) in the extreme case in which the biogeographical entities would not share any species, a scatterplot made of only intraprovince pairs of assemblages (Fig. 6). The two latter cases strongly resemble usual SDD patterns (e.g. Condit *et al.* 2002; Maloney & Munguia 2011; Wetzel *et al.* 2012; Nekola & McGill 2014; Capinha *et al.* 2015). Here the



**FIG. 4.** Similarity distance decay calculated at the cluster/clade level for the NWE province (A–C), the MED province (D–F), and the western Tethys (G–I) for each chronozone of the early Pliensbachian. The lines are the ordinary least-square linear regressions. Colour online.

underlying biogeographical structuring can only be detected when intra- and inter-province pairs of assemblages are graphically labelled (Fig. 6B–C). This is particularly relevant for our dataset. Indeed, species-level SDD patterns correspond to Case 2 (Fig. 5A–C) due to the strong compositional contrast between the adjacent NWE and MED provinces. In the case of a poorly known biogeographical context, we thus recommend the use of ordination and/or clustering methods before performing SDD analyses (as performed by Dommergues *et al.* 2009 for our dataset).

So far, very few studies have addressed the ability of the SDD relationship to reveal a biogeographical structuring. McDonald *et al.* (2005) and Maloney & Munguia (2011) hypothesized that the faunal turnover as measured by the SDD rate should be higher for areas encompassing two or more biogeographical entities than for each entity considered separately. Yet these authors found that it was not systematically the case and that, all other factors being equal, only sharp biogeographical barriers can generate higher SDD rates. In our case, SDD rates are systematically higher at the scale of the western Tethys than at the province scale (Table 1), as expected based on the existence of a strong biogeographical barrier between the NWE and the MED province. The limits of this method are that: (1) SDD rates can be higher within a biogeographical entity than across two adjacent entities depending on the strength of the faunal structuring between those entities; and (2) the comparison of such SDD rates is only possible when the biogeographical context is already known. Overall, this suggests that the SDD relationship cannot be used as a straightforward mean to characterize *a priori* the existence of biogeographical structuring in the analysed dataset.

#### SDD relationships and early Pliensbachian ammonites

Provinces and the long-distance dispersal of ammonites. A marked difference of SDD rates and patterns is observed between the two provinces (Figs 2–4; Table 1). Nekola & White (1999) predicted that environmentally continuous areas should exhibit lower rates of distance decay than more heterogeneous areas. The early Pliensbachian marine palaeoenvironments of the NWE province correspond to numerous archipelagos surrounded by epicontinental basins characterized by contrasted local conditions (freshwater influxes, incursions of boreal currents, nutrient



**FIG. 5.** Similarity distance decay calculated at the scales of the locality/species (A–C), cluster/species (D–F), and cluster/clade (G–I) at the spatial extent of the western Tethys for each chronozone of the early Pliensbachian. Colour online.



**FIG. 6.** Illustration of three theoretical patterns that may arise from the calculation of an SDD relationship over an area encompassing two distinct biogeographical entities. A, Case 1: scatterplots corresponding to intra- and inter-province pairs of assemblages are graphically completely distinct. B, Case 2: scatterplots corresponding to intra- and inter-province pairs of assemblages partially overlap. C, Case 3: only intra-province pairs of assemblages appear as all pairs of inter-province assemblages have null similarity values.

inputs, anoxia; Sælen *et al.* 1996; Rosales *et al.* 2004; Wignall *et al.* 2005; McArthur *et al.* 2008; Dera *et al.* 2009*a*, *b*, 2011*a*). By contrast, the MED province is characterized by physically more stable open-marine palaeoenvironments influenced by warm and nutrient-rich surface waters from the Tethyan Ocean (Dera *et al.* 2009*b*, 2011*a*). Our results are compatible with Nekola & White's (1999) prediction: the most environmentally homogeneous area (i.e. the MED province) shows almost systematically lower SDD rates than the more heterogeneous NWE province (Table 1). This pattern being robust to changes in grain size and phylogenetic levels, it is likely to represent a genuine difference between the two provinces. One could have considered the lower rates of SDD of the MED province to be the consequence of its high level of endemism, but the rates remain quite stable even when endemic species are removed from the dataset (Zacaï *et al.* 2016, suppl. table 3).

Together with environmental features, the SDD relationship is also considered to be driven by species dispersal abilities. It has been hypothesized that the long-distance dispersal of ammonoids can be achieved through: (1) a passive planktonic drift during the first embryonic stages (Westermann 1996; Brayard et al. 2006, 2007, 2009; De Baets et al. 2012); and/or (2) an active swimming somehow correlated to shell morphology (Jacobs 1992; Jacobs & Chamberlain 1996; Brayard & Escarguel 2013; see also Ritterbush et al. 2014 and Naglik et al. 2015 for a discussion of both dispersal modes). We tested the second alternative by conducting SDD analyses at the species level on groups of ammonites with contrasted morphologies: most evolute vs most involute forms on the one hand, and species with small vs large phragmocone volumes on the other hand (ornamentation and ontogenetic changes are not taken into account here). We used the methodology and measurement dataset of Dera et al. (2010), updated for early Pliensbachian ammonites. For each chronozone and each province, the most evolute group gathers the ammonites with a relative whorl height (H/D where H = last-whorl height,D = shell diameter; e.g. Brosse *et al.* 2013) lower than the first quartile, and the most involute group gathers the ammonites with a relative whorl height larger than the third quartile. Similarly, the group of small ammonites gathers those with a phragmocone volume (V =  $\ln(\pi(D/2)^2 \times W)$ , W = last-whorl width; Dommergues et al. 2002) lower than the first quartile and the group of large ammonites gathers those with a phragmocone volume larger than the third quartile. We found no recurrent and significant difference of SDD rates between small and large phragmocone volumes, whatever the grain size (Zacaï et al. 2016, suppl. figs 3-4). In contrast, SDD rates are lower for involute than for evolute species at the locality scale in five out of six cases, suggesting a difference of dispersal abilities related to shell coiling (Zacaï et al. 2016, suppl. fig. 5). However, the opposite pattern is observed at the cluster scale (i.e. SDD rates are systematically higher for involute than for evolute species; Zacaï et al. 2016, suppl. fig. 6), showing that this difference of SDD rates is scale-dependent. If the long-distance dispersal of early Pliensbachian ammonites was primarily controlled by their shell shape, we should find a consistent pattern across the different combinations of scales.

Furthermore, a principal component analysis computed on the shell classical parameters of the MED and NWE species, coupled to a MANOVA, shows the lack of morphological contrast between the ammonites of the two provinces (Zacaï *et al.* 2016, suppl. fig. 7). Overall, this provides no support for a direct relationship between long-distance dispersal of early Pliensbachian ammonites and their shell shape and volume. In contrast, a passive planktonic drift during the early juvenile, post-hatching stages seems more likely and is consistent with the environmental characteristics of the two provinces. This mode of dispersal is gaining acceptance based on three lines of evidence: (1) the neutral buoyancy of ammonitellas inferred from correlations between the dimensions of the initial chamber and the dimensions of the shell on the one hand (Shigeta 1993), and between ammonitella angle and whorl expansion rate on the other hand (Tanabe & Ohtsuka 1985); (2) their small size (below 2-3 mm), preventing them from swimming against current (Kulicki 1979; Landman et al. 1996; De Baets et al. 2012, 2015); and (3) the facies of the rocks were they occur (Kulicki & Wierzbowski 1983; Landman 1988; Bucher et al. 1996; Mapes & Nützel 2009; Stephen et al. 2012).

Ultimately, this mode of dispersal may explain the large geographical distribution of these organisms generally considered to be poor swimmers (Kennedy & Cobban 1976, p. 49; Landman 1985; Landman *et al.* 1996; Westermann 1996; Westermann & Tsujita 1999; Brayard *et al.* 2006, 2007; De Baets *et al.* 2012, 2013, 2015).

Temporal variations of SDD relationships. Variations of SDD rates through time are not consistent among the different combinations of scales used in this study. The only consistent and general trend is a slight increase of overall similarity during the Davoei chronozone (Figs 2–4). This increase is best explained by the low level of endemism concomitant with a decline in species richness recorded within both provinces during this time interval (Dommergues & El Hariri 2002; Dommergues *et al.* 2009; Dera *et al.* 2010).

Several environmental and climate changes are known in the Davoei chronozone: (1) an increase of sea-surface temperatures possibly associated to a northward incursion of warm equatorial Tethyan waters; (2) a transgressive trend; and (3) more humid climatic conditions increasing continental influxes (Rosales *et al.* 2004; van de Schootbrugge *et al.* 2005; Dera *et al.* 2009*a*, *b*, 2014; Suan *et al.* 2010). However, it proved impossible to recognize the effect of these palaeoenvironmental changes on Davoei SDD rates as there is no consistent signal across the various scales. The potential influence of these changes on the ammonite dispersal remains to be determined.

#### CONCLUSIONS

The success of the similarity distance decay approach largely comes from its apparent ease of use, large applicability and explanatory power. However, we showed that many factors may influence SDD patterns and rates in an

#### 682 PALAEONTOLOGY, VOLUME 59

unpredictable way. Therefore, conclusions drawn at a given spatial, temporal and/or phylogenetic scale cannot be easily extrapolated to another scale. This calls for a multi-scale, thus more complex approach when conducting SDD analyses in order to distinguish between scale effects and genuine signals. In the case of a poorly known biogeographical context, SDD rates may be unreliable to detect biogeographical contrasts. We thus recommend the use of ordination methods before performing SDD analyses.

Once the scale effects were identified, our SDD analyses revealed that:

- 1. The marked difference of SDD rates and patterns observed between the NWE and MED provinces seems to be essentially driven by environmental factors, a hypothesis supported by: (1) the lack of significant correlation between ammonite shell shape and SDD rates; and (2) the absence of difference of shell features between the NWE and the MED species. It supports the hypothesis that their long-distance dispersal occurred essentially through a passive planktonic drift during early juvenile stages.
- 2. SDD patterns can unveil ammonite provincialism only at the most superficial phylogenetic levels (e.g. species). The phylogenetic level has a major impact on the distribution of inter- and intra-province similarity values. This calls for caution when interpreting analyses based on a single phylogenetic level.

SDD is a useful method for characterizing the geographical distance control of taxonomic spatial turnover, which is a major biogeographical pattern. Yet, it is scale dependent and is probably not a direct indicator of species dispersal abilities and environmental properties.

Acknowledgements. We thank Christian Klug for commenting on an earlier version of the manuscript. We are grateful to Kenneth De Baets, Sally Thomas and to an anonymous reviewer for their constructive comments, which helped us to improve the manuscript. This study was partly supported by the Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB). We thank Etienne Brulebois (Université de Bourgogne) for his help with QGIS and Clotilde Hardy (Université de Poitiers) for discussion.

### DATA ARCHIVING STATEMENT

The following supplementary data files are available in the Dryad Digital Repository (http://dx.doi.org/10.5061/dryad.sv71c):

Suppl. fig. 1. Species-level phylogenetic hypothesis for early Pliensbachian ammonites

**Suppl. fig. 2.** Correspondence analyses made at the species/locality and clade/cluster levels for the western Tethys for each chronozone of the early Pliensbachian

**Suppl. fig. 3.** SDD calculated at the locality/species level for the NWE province and the MED province for each chronozone of the early Pliensbachian, after grouping the species according to the volume of their shell

**Suppl. fig. 4.** SDD calculated at the cluster/species level for the NWE province and the MED province for each chronozone of the early Pliensbachian, after grouping the species according to the volume of their shell

**Suppl. fig. 5.** SDD calculated at the locality/species level for the NWE province and the MED province for each chronozone of the early Pliensbachian, after grouping the species according to the relative whorl height of their shell

**Suppl. fig. 6.** SDD calculated at the cluster/species level for the NWE province and the MED province for each chronozone of the early Pliensbachian, after grouping the species according to the relative whorl height of their shell

Suppl. fig. 7. Morphospaces of early Pliensbachian ammonite species

**Suppl. table 1.** Palaeocoordinates of the 100 studied fossil localities, together with the palaeogeographic distances separating them and the clusters of fossil localities

**Suppl. table 2.** Results of Mantel permutation tests between the Sørensen and Simpson dissimilarity matrices and between the Sørensen and nestedness-resultant component matrices

**Suppl. table 3.** Regression statistics for the SDD analyses of early Pliensbachian ammonites of the western Tethys and adjacent areas without null-similarity values and endemic species.

Editor. Dieter Korn

#### REFERENCES

- AGER, D. V. 1967. Some Mesozoic brachiopods in the Tethys region. 135–151. *In* AGER, D. V. and ADAMS, C. G. (eds). *Aspects of Tethyan biogeography.* The Systematics Association, London, 336 pp.
- 1973. Mesozoic Brachiopoda. 431–436. *In* HALLAM, A. (ed.) *Atlas of palaeobiogeography*. Elsevier, 531 pp.
- ALLEN, T. F. H. and HOEKSTRA, T. W. 1991. Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. 47–68. *In* KOLASA, J. and PICKETT, S. T. A. (eds). *Ecological heterogeneity, ecological studies*. Springer, 332 pp.
- ALROY, J. 2015. A new twist on a very old binary similarity coefficient. *Ecology*, **96**, 575–586.
- ANDERSON, M. J., CRIST, T. O., CHASE, J. M., VEL-LEND, M., INOUYE, B. D., FREESTONE, A. L., SAN-DERS, N. J., CORNELL, H. V., COMITA, L. S., DAVIES, K. F., HARRISON, S. P., KRAFT, N. J. B., STEGEN, J. C. and SWENSON, N. G. 2011. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, **14**, 19–28.
- ARIAS, C. 2007. Pliensbachian–Toarcian ostracod biogeography in NW Europe: evidence for water mass structure evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 251, 398–421.
- and WHATLEY, R. 2005. Palaeozoogeography of Western European Lower Jurassic (Pliensbachian and Toarcian) Ostracoda. *Geobios*, **38**, 697–724.
- ASTORGA, A., OKSANEN, J., LUOTO, M., SOININEN, J., VIRTANEN, R. and MUOTKA, T. 2012. Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and
microorganisms follow the same rules? Global Ecology & Biogeography, 21, 365–375.

- BAHRAM, M., KÕLJALG, U., COURTY, P.-E., DI ÉDHIOU, A. G., KJØLLER, R., PÕLME, S., RYBERG, M., VELDRE, V. and TEDERSOO, L. 2013. The distance decay of similarity in communities of ectomycorrhizal fungi in different ecosystems and scales. *Journal of Ecology*, **101**, 1335– 1344.
- BARRIER, E., VRIELYNCK, B., BERGERAT, F., BRU-NET, M. F., MOSAR, J., POISSON, A. and SOSSON, M. 2008. Paleotectonic maps of the Middle East – tectono-sedimentary-palinspastic maps from Late Norian to Pliocene. CCGM/CGMW, Paris, 14 maps.
- BARTON, P. S., CUNNINGHAM, S. A., MANNING, A. D., GIBB, H., LINDENMAYER, D. B. and DIDHAM, R. K. 2013. The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology* & *Biogeography*, **22**, 639–647.
- BASELGA, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology & Biogeography*, 19, 134–143.
- 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology & Biogeography*, **21**, 1223–1232.
- → and ORME, C. D. L. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology & Evolution*, **3**, 808–812.
- BATE, R. H. 1977. Jurassic Ostracoda of the Atlantic Basin. 231–244. In SWAIN, F. M. (ed.) Stratigraphic micropaleontology of the Atlantic basin and borderlands. Developments in Palaeontology and Stratigraphy, **6**, Elsevier, 612 pp.
- BEISNER, B. E., PERES-NETO, P. R., LINDSTRÖM, E. S., BARNETT, A. and LONGHI, M. L. 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, 87, 2985–2991.
- BELL, G. 2001. Neutral macroecology. Science, 293, 2413-2418.
- BRAYARD, A. and ESCARGUEL, G. 2013. Untangling phylogenetic, geometric and ornamental imprints on Early Triassic ammonoid biogeography: a similarity-distance decay study. *Lethaia*, **46**, 19–33.
- BUCHER, H., ESCARGUEL, G., FLUTEAU, F., BOURQUIN, S. and GALFETTI, T. 2006. The Early Triassic ammonoid recovery: paleoclimatic significance of diversity gradients. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **239**, 374–395.
- ESCARGUEL, G. and BUCHER, H. 2007. The biogeography of Early Triassic ammonoid faunas: clusters, gradients, and networks. *Geobios*, 40, 749–765.
- — MONNET, C., BRÜHWILER, T., GOUDEMAND, N., GALFETTI, T. and GUEX, J. 2009. Good genes and good luck: ammonoid diversity and the end-Permian mass extinction. *Science*, **325**, 1118–1121.
- BROSSE, M., BRAYARD, A., FARA, E. and NEIGE, P. 2013. Ammonoid recovery after the Permian–Triassic mass extinction: a re-exploration of morphological and phylogenetic diversity patterns. *Journal of the Geological Society*, **170**, 225–236.
- BUCHER, H., LANDMAN, N. H., KLOFAK, S. M. and GUEX, J. 1996. Mode and rate of growth in ammonoids. 407–461. *In* LANDMAN, N. H., TANABE, K. and

DAVIS, R. A. (eds). Ammonoid paleobiology. Topics in Geobiology, Springer US, 857 pp.

- BULLOCK, J. M., KENWARD, R. E. and HAILS, R. S. 2002. In BULLOCK, J. M., KENWARD, R. E. and HAILS, R. S. (eds). Dispersal ecology: 42nd Symposium of the British Ecological Society. Cambridge University Press, 480 pp.
- CAPINHA, C., ESSL, F., SEEBENS, H., MOSER, D. and PEREIRA, H. M. 2015. The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science*, **348**, 1248– 1251.
- CARIOU, E., CONTINI, D., DOMMERGUES, J.-L., ENAY, R., GEYSSANT, J. R., MANGOLD, C. and THIERRY, J. 1985. Biogéographie des Ammonites et évolution structurale de la Téthys au cours du Jurassique. *Bulletin de la Société géologique de France*, **1**, 679–697.
- CHAO, A., CHAZDON, R. L., COLWELL, R. K. and SHEN, T.-J. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data: a new statistical approach for assessing similarity. *Ecology Letters*, **8**, 148–159.
- CHASE, J. M. and LEIBOLD, M. A. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, 221 pp.
- CONDIT, R., PITMAN, N., LEIGH, E. G., CHAVE, J., TERBORGH, J., FOSTER, R. B., NÚÑEZ, P., AGUI-LAR, S., VALENCIA, R., VILLA, G., MULLER-LANDAU, H. C., LOSOS, E. and HUBBELL, S. P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666–669.
- COTTENIE, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics: meta-analysis of metacommunities. *Ecology Letters*, **8**, 1175–1182.
- DEAN, W. T., DONOVAN, D. T. and HOWARTH, M. K. 1961. The Liassic ammonite zones and subzones of the northwest European Province. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, **4**, Geology Series, 505 pp.
- DE BAETS, K., KLUG, C., KORN, D. and LANDMAN, N. H. 2012. Early evolutionary trends in ammonoid embryonic development: evolutionary trends in ammonoid embryos. *Evolution*, **66**, 1788–1806.
- and MONNET C. 2013. Intraspecific variability through ontogeny in early ammonoids. *Paleobiology*, **39**, 75–94.
- LANDMAN, N. H. and TANABE, K. 2015. Ammonoid embryonic development. 113–205. *In* KLUG, C., KORN, D., DE BAETS, K., KRUTA, I. and MAPES, R. H. (eds). *Ammonoid paleobiology: from anatomy to ecology*. Topics in Geobiology, 43, Springer, 934 pp.
- DERA, G., PELLENARD, P., NEIGE, P., DECONINCK, J. F., PUCÉAT, E. and DOMMERGUES, J.-L. 2009a. Distribution of clay minerals in Early Jurassic Peritethyan seas: palaeoclimatic significance inferred from multiproxy comparisons. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271, 39–51.
- PUCÉAT, E., PELLENARD, P., NEIGE, P., DEL-SATE, D., JOACHIMSKI, M. M., REISBERG, L. and MARTINEZ, M. 2009b. Water mass exchange and variations in seawater temperature in the NW Tethys during the Early Jurassic: evidence from neodymium and oxygen isotopes

of fish teeth and belemnites. Earth & Planetary Science Letters, 286, 198–207.

- NEIGE, P., DOMMERGUES, J.-L., FARA, E., LAF-FONT, R. and PELLENARD, P. 2010. High-resolution dynamics of Early Jurassic marine extinctions: the case of Pliensbachian-Toarcian ammonites (Cephalopoda). *Journal of the Geological Society*, **167**, 21–33.
- BRIGAUD, B., MONNA, F., LAFFONT, R., PUCÉAT, E., DECONINCK, J.-F., PELLENARD, P., JOACHIM-SKI, M. M. and DURLET, C. 2011*a*. Climatic ups and downs in a disturbed Jurassic world. *Geology*, **39**, 215–218.
- NEIGE, P., DOMMERGUES, J.-L. and BRAYARD, A. 2011b. Ammonite paleobiogeography during the Pliensbachian–Toarcian crisis (Early Jurassic) reflecting paleoclimate, eustasy, and extinctions. *Global & Planetary Change*, **78**, 92– 105.
- PRUNIER, J., SMITH, P. L., HAGGART, J. W., POPOV, E., GUZHOV, A., ROGOV, M., DELSATE, D., THIES, D., CUNY, G., PUCÉAT, E., CHARBONNIER, G. and BAYON, G. 2014. Nd isotope constraints on ocean circulation, paleoclimate, and continental drainage during the Jurassic breakup of Pangea. *Gondwana Research*, 27, 1599–1615.
- DICE, L. R. 1945. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology*, **26**, 297–302.
- DOMMERGUES, J.-L. 1982. Le provincialisme des ammonites nord-ouest européennes au Lias moyen. Une crise faunique sous contrôle paléogéographique. *Bulletin de la Société* géologique de France, **24**, 1047–1051.
- 1987. L'évolution chez les Ammonitina du Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, **98**, 1–297.
- 1994. Les faunes d'ammonites pandémiques et téthysiennes du Lias confrontées à un modèle de distribution pantropicale. 93–107. *In* PALLINI, G. (ed.) *Proceedings of the 3rd Pergola International Symposium, Pergola, 1990*, Palaeopelagos, Special Publication,1, 396 pp.
- and EL HARIRI, K. 2002. Endemism as a palaeobiogeographic parameter of basin history illustrated by early- and mid-Liassic peri-Tethyan ammonite faunas. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, **184**, 407–418.
- and MEISTER, C. 1991. Area of mixed marine faunas between two major paleogeographical realms, exemplified by the Early Jurassic (Late Sinemurian and Pliensbachian) ammonites in the Alps. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **86**, 265–282.
- FERRETTI, A., GÉCZY, B. and MOUTERDE, R. 1983. Éléments de corrélation entre faunes d'ammonites mésogéennes (Hongrie, Italie) et subboréales (France, Portugal) au Carixien et au Domérien inférieur: précisions sur la limite Carixien/Domérien en Mésogée. *Geobios*, 16, 471–499.
- MONTUIRE, S. and NEIGE, P. 2002. Size patterns through time: the case of the Early Jurassic ammonite radiation. *Paleobiology*, **28**, 423–434.
- FARA, E. and MEISTER, C. 2009. Ammonite diversity and its palaeobiogeographical structure during the early Pliensbachian (Jurassic) in the western Tethys and adjacent areas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **280**, 64–77.

- DONOVAN, D. T. 1967. The geographical distribution of Lower Jurassic ammonites in Europe and adjacent areas. *Aspects of Tethyan Biogeography*, **7**, 111–134.
- DOYLE, P. 1987. Lower Jurassic-Lower Cretaceous belemnite biogeography and the development of the Mesozoic Boreal Realm. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **61**, 237–254.
- 1994. Aspects of the distribution of Early Jurassic belemnites. *Palaeopelagos, Special Publication*, **1**, 109–120.
- DUBAR, G. 1954. Succession des faunes d'ammonites de type italien au Lias moyen et inférieur dans le Haut-Atlas marocain. *Congrès géologique international 19ème session, 1952*, **13**, 23–27.
- ENAY, R. 1980. Paléobiogéographie et ammonites jurassiques: "rythmes fauniques" et variations du niveau marin; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. *Livre Jubilaire de la Société géologique de France, mémoire, hors-série*, **10**, 262–281.
- ERIKSSON, Ä. 1998. Regional distribution of *Thymus serpyllum*: management history and dispersal limitation. *Ecography*, **21**, 35–43.
- ESCARGUEL, G., FARA, E., BRAYARD, A. and LEGEN-DRE, S. 2011. Biodiversity is not (and never has been) a bed of roses! *Comptes Rendus Biologies*, **334**, 351–359.
- FITZPATRICK, M. C., SANDERS, N. J., NORMAND, S., SVENNING, J. C., FERRIER, S., GOVE, A. D. and DUNN, R. R. 2013. Environmental and historical imprints on beta diversity: insights from variation in rates of species turnover along gradients. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 280, 20131201.
- GASTON, K. J. 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press, 266 pp.
- GÉCZY, B. 1973. The origin of the Jurassic faunal provinces and the Mediterranean plate tectonics. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös Nominatae Sectio Geologica*, **16**, 99–114.
- 1984. Jurassic ammonite provinces of Europe. *Acta Geologica Hungarica*, **27**, 67–71.
- GOLONKA, J. 2007. Late Triassic and Early Jurassic palaeogeography of the world. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **244**, 297–307.
- GRADSTEIN, F. M., SCHMITZ, M. D., OGG, J. G. and OGG, G. M. 2012. *The geologic time scale.* Elsevier, 1176 pp.
- HALLAM, A. 1969. Faunal realms and facies in the Jurassic. *Palaeontology*, **12**, 1–18.
- 1977. Jurassic bivalve biogeography. Paleobiology, 3, 58–73.
- HARDY, C., FARA, E., LAFFONT, R., DOMMERGUES, J.-L., MEISTER, C. and NEIGE, P. 2012. Deep-time phylogenetic clustering of extinctions in an evolutionarily dynamic clade (Early Jurassic Ammonites). *PLoS One*, **7**, e37977.
- HOWARTH, M. K. 1973. Lower Jurassic (Pliensbachian and Toarcian) ammonites. 275–282. *In* HALLAM, A. (ed.) *Atlas of palaeobiogeography*. Elsevier, 543 pp.
- HU, X.-S., HE, F. and HUBBELL, S. P. 2006. Neutral theory in macroecology and population genetics. *Oikos*, **113**, 548– 556.
- HUBBELL, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Monographs in Population Biology, **32**, Princeton University Press, 392 pp.

- JACOBS, D. K. 1992. Shape, drag, and power in ammonoid swimming. *Paleobiology*, 18, 203–220.
- and CHAMBERLAIN, J. A. J. 1996. Buoyancy and hydrodynamics in ammonoids. 169–224. *In* LANDMAN, N. H., TANABE, K. and DAVIS, R. A. (eds). *Ammonoid paleobiology*. Plenum Press, 857 pp.
- KENNEDY, W. J. and COBBAN, W. A. 1976. Aspects of ammonite biology, biogeography, and biostratigraphy. *Special Papers in Palaeontology*, **17**, 1–94.
- KIESSLING, W. and ABERHAN, M. 2007. Geographical distribution and extinction risk: lessons from Triassic–Jurassic marine benthic organisms. *Journal of Biogeography*, **34**, 1473–1489.
- KULICKI, C. 1979. The ammonite shell: its structure, development and biological significance. *Acta Palaeontologica Polonica*, 39, 97–142.
- and WIERZBOWSKI, H. 1983. The Jurassic juvenile ammonites of the Jagua Formation, Cuba. Acta Palaeontologica Polonica, 28, 369–384.
- LANDMAN, N. H. 1985. Preserved ammonitellas of Scaphites (Ammonoidea, Ancyloceratina). American Museum Novitates, 2815, 1–10.
- 1988. Early ontogeny of Mesozoic ammonites and nautiloids. 215–228. *In* WIEDMANN, J. and KULLMANN, J. (eds). *Cephalopods - present and past*. E. Schweizerbart'sche.
- TANABE, K. and SHIGETA, Y. 1996. Ammonoid embryonic development. 344–405. *In* LANDMAN, N. H., TANABE, K. and DAVIS, A. (eds). *Ammonoid paleobiology*. Plenum Press, 857 pp.
- LEGENDRE, P. and LEGENDRE, L. 2012. Numerical ecology. 3rd edn. Elsevier, 990 pp.
- LEIBOLD, M. A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, **76**, 1371–1382.
- HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J. M., HOOPES, M. F., HOLT, R. D., SHURIN, J. B., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. and GONZALEZ, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- LENNON, J. J., KOLEFF, P., GREENWOOD, J. J. D. and GASTON, K. J. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal* of Animal Ecology, **70**, 966–979.
- LORD, A. R. 1988. Ostracoda of the Early Jurassic Tethyan Ocean. 855–868. *In* HANAI, T., IKEYA, N. and ISHIZA-KI, K. (eds). *Evolutionary biology of ostracoda: its fundamentals and applications*. Proceedings of the 9th International Symposium on Ostracoda, Developments in Palaeontology and Stratigraphy, **11**, 1356 pp.
- LUKENEDER, A. 2015. Ammonoid habitats and life history. 689–791. In KLUG, C., KORN, D., DE BAETS, K., KRUTA, I. and MAPES, H. R. (eds). Ammonoid paleobiology: from anatomy to ecology. Springer, 934 pp.
- MAGURRAN, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, 256 pp.
- and McGILL, B. J. 2011. Biological diversity: frontiers in measurement and assessment. Oxford University Press, 346 pp.

- MALONEY, K. O. and MUNGUIA, P. 2011. Distance decay of similarity in temperate aquatic communities: effects of environmental transition zones, distance measure, and life histories. *Ecography*, **34**, 287–295.
- MANLY, B. F. J. 2006. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. CRC Press, Chapman & Hall, 480 pp.
- MANTEL, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, **27**, 209–220.
- MAPES, R. H. and NÜTZEL, A. 2009. Late Palaeozoic mollusc reproduction: cephalopod egg-laying behavior and gastropod larval palaeobiology. *Lethaia*, **42**, 341–356.
- MacARTHUR, R. H. and WILSON, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, 203 pp.
- McARTHUR, J. M., ALGEO, T. J., SCHOOTBRUGGE, B. VAN DE, LI, Q. and HOWARTH, R. J. 2008. Basinal restriction, black shales, Re-Os dating, and the Early Toarcian (Jurassic) oceanic anoxic event. *Paleoceanography*, **23**, PA4217.
- McDONALD, R., McKNIGHT, M., WEISS, D., SELIG, E., O'CONNOR, M., VIOLIN, C. and MOODY, A. 2005. Species compositional similarity and ecoregions: do ecoregion boundaries represent zones of high species turnover? *Biological Conservation*, **126**, 24–40.
- MEISTER, C. and STAMPFLI, G. 2000. Les ammonites du Lias moyen (Pliensbachien) de la Néotéthys et de ses confins; compositions fauniques, affinités paléogéographiques et biodiversité. *Revue de Paléobiologie*, **19**, 227–292.
- MILLER, A. I., ABERHAN, M., BUICK, D. P., BULINSKI, K. V., FERGUSON, C. A., HENDY, A. J. W. and KIES-SLING, W. 2009. Phanerozoic trends in the global geographic disparity of marine biotas. *Paleobiology*, **35**, 612–630.
- MONNET, C., BUCHER, H., BRAYARD, A. and JENKS, J. F. 2013. *Globacrochordiceras* gen. nov. (Acrochordiceratidae, late Early Triassic) and its significance for stress-induced evolutionary jumps in ammonoid lineages (cephalopods). *Fossil Record*, **16**, 197–215.
- MORLON, H., CHUYONG, G., CONDIT, R., HUB-BELL, S., KENFACK, D., THOMAS, D., VALENCIA, R. and GREEN, J. L. 2008. A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. *Ecology Letters*, **11**, 904–917.
- SCHWILK, D. W., BRYANT, J. A., MARQUET, P. A., REBELO, A. G., TAUSS, C., BOHANNAN, B. J. M. and GREEN, J. L. 2011. Spatial patterns of phylogenetic diversity: spatial patterns of phylogenetic diversity. *Ecology Letters*, 14, 141–149.
- MÜLLER, R. D., SDROLIAS, M., GAINA, C. and ROEST, W. R. 2008. Age, spreading rates, and spreading asymmetry of the world's ocean crust. *Geochemistry*, *Geophysics*, *Geosystems*, 9, Q04006.
- NAGLIK, C., TAJIKA, A., CHAMBERLAIN, J. A. and KLUG, C. 2015. Ammonoid locomotion. 649–688. *In* KLUG, C., KORN, D., DE BAETS, K., KRUTA, I. and MAPES, R. H. (eds). *Ammonoid paleobiology: from anatomy to ecology.* Springer, 934 pp.
- NEKOLA, J. C. and McGILL, B. J. 2014. Scale dependency in the functional form of the distance decay relationship. *Ecography*, **37**, 309–320.

— and WHITE, P. S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, **26**, 867–878.

- NEUMAYR, M. 1872. Ueber Jura-Provinzen. Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt, Vienna, 1872 (3), 54–57.
- 1883. Über klimatische Zonen während der Jura- und Kreidezeit. Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 47, 277 pp.
- OKUBO, A. and LEVIN, S. A. 1989. A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology*, **70**, 329–338.
- OPENSHAW, S. 1983. The modifiable areal unit problem. Concepts & Techniques in Modern Geography, 38, 41 pp.
- PAGE, K. N. 2003. The Lower Jurassic of Europe: its subdivision and correlation. *Geological Survey of Denmark & Greenland Bulletin*, 1, 23–59.
- PALMER, M. W. and WHITE, P. S. 1994. Scale dependence and the species-area relationship. *The American Naturalist*, 144, 717–740.
- PHELPS, M. C. 1985. A refined ammonite biostratigraphy for the Middle and Upper Carixian (Ibex and Davoei zones, Lower Jurassic) in north-west Europe and stratigraphical details of the Carixian-Domerian boundary. *Geobios*, **18** (3), 321–367.
- PIERSON, E. A. and MACK, R. N. 1990. The population biology of *Bromus tectorum* in forests: distinguishing the opportunity for dispersal from environmental restriction. *Oecologia*, 84, 519–525.
- QIAN, H. 2009. Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology & Biogeography*, 18, 327–332.
- RICOU, L. 1994. Tethys reconstructed: plates, continental fragments and their boundaries since 260 Ma from Central America to South-eastern Asia. *Geodinamica Acta*, 7, 169–218.
- RITTERBUSH, K. A., HOFFMANN, R., LUKENEDER, A. and DE BAETS, K. 2014. Pelagic palaeoecology: the importance of recent constraints on ammonoid palaeobiology and life history. *Journal of Zoology*, **4**, 229–241.
- ROSALES, I., QUESADA, S. and ROBLES, S. 2004. Paleotemperature variations of Early Jurassic seawater recorded in geochemical trends of belemnites from the Basque-Cantabrian basin, northern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203, 253–275.
- ROSENZWEIG, M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, 436 pp.
- SÆLEN, G., DOYLE, P. and TALBOT, M. R. 1996. Stableisotope analyses of belemnite rostra from the Whitby Mudstone Fm., England: surface water conditions during deposition of a marine black shale. *Palaios*, 11, 97–117.
- SAPUNOV, I. G. 1974. Notes on the geographical differentiation of the Lower Jurassic ammonite faunas. In Colloque du Jurassique (Luxembourg, 1967). Mémoires du bureau de Recherches Géologiques et Minières, 75, 263–270.
- SCHOOTBRUGGE, B. VAN DE, BAILEY, T. R., ROSEN-THAL, Y., KATZ, M. E., WRIGHT, J. D., MILLER, K. G., FEIST-BURKHARDT, S. and FALKOWSKI, P. G. 2005. Early Jurassic climate change and the radiation of

organic-walled phytoplankton in the Tethys Ocean. *Paleobiol-* ogy, **31**, 73–97.

- SHIGETA, Y. 1993. Post-hatching early life history of Cretaceous Ammonoidea. *Lethaia*, 26, 133–145.
- SIMPSON, G. G. 1943. Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science*, 24, 11–31.
- SMITH, P. L. and TIPPER, H. W. 1986. Plate tectonics and paleobiogeography: early Jurassic (Pliensbachian) endemism and diversity. *Palaios*, **1**, 399–412.
- SOININEN, J., McDONALD, R. and HILLEBRAND, H. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, **30**, 3–12.
- SØRENSEN, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*, **5**, 1–34.
- STEINBAUER, M. J., DOLOS, K., REINEKING, B. and BEIERKUHNLEIN, C. 2012. Current measures for distance decay in similarity of species composition are influenced by study extent and grain size. *Global Ecology & Biogeography*, **21**, 1203–1212.
- STEINITZ, O., HELLER, J., TSOAR, A., ROTEM, D. and KADMON, R. 2006. Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography*, **33**, 1044–1054.
- STEPHEN, D. A., BYLUND, K. G., GARCIA, P., McSHINSKY, R. D. and CARTER, H. J. 2012. Taphonomy of dense concentrations of juvenile ammonoids in the Upper Cretaceous Mancos Shale, east-central Utah, USA. *Geobios*, 45, 121–128.
- SUAN, G., MATTIOLI, E., PITTET, B., LECUYER, C., SUCHERAS-MARX, B., DUARTE, L. V., PHILIPPE, M., REGGIANI, L. and MARTINEAU, F. 2010. Secular environmental precursors to Early Toarcian (Jurassic) extreme climate changes. *Earth & Planetary Science Letters*, **290**, 448–458.
- TANABE, K. and OHTSUKA, Y. 1985. Ammonoid early internal shell structure: its bearing on early life history. *Paleobiology*, **11**, 310–322.
- TILMAN, D.1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, 296 pp.
- TOBLER, W. R. 1970. A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Economic geography*, **46**, 234–240.
- TORSVIK, T. H., MÜLLER, R. D., VOO, R. VAN DER, STEINBERGER, B. and GAINA, C. 2008. Global plate motion frames: toward a unified model. *Reviews of Geophysics*, 46, RG3004.
- VELLEND, M. 2001. Do commonly used indices of β-diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science*, **12**, 545–552.
- VÖRÖS, A. 1977. Provinciality of the Mediterranean Lower Jurassic brachiopod fauna: causes and plate-tectonic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* **21**, 1–16.
- 1993. Jurassic microplate movements and brachiopod migrations in the western part of the Tethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **100**, 125–145.
- WESTERMANN, G. E. G. 1996. Ammonoid life and habitat. 607–707. In LANDMAN, N. H., TANABE, K. and

DAVIS, R. A. (eds). Ammonoid paleobiology. Plenum Press, 857 pp.

- and TSUJITA, C. J. 1999. Life habits of ammonoids. 299–325. In SAVAZZI, E. (ed.) Functional morphology of the invertebrate skeleton. John Wiley & Sons, 718 pp.
- WETZEL, C. E., BICUDO, D. DE C., ECTOR, L., LOBO,E. A., SOININEN, J., LANDEIRO, V. L. and BINI, L.M. 2012. Distance decay of similarity in neotropical diatom communities. *PLoS One*, 7, e45071.
- WIENS, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, **3**, 385–397.
- WIGNALL, P. B., NEWTON, R. J. and LITTLE, C. T. 2005. The timing of paleoenvironmental change and causeand-effect relationships during the Early Jurassic mass extinction in Europe. *American Journal of Science*, **305**, 1014–1032.
- ZACAÏ, A., BRAYARD, A, DOMMERGUES, J.-L., MEISTER, C., ESCARGUEL, G., LAFFONT, R., VRIELYNCK, B. and FARA, E. 2016. Data from: Gauging scale effects and biogeographical signals in similarity distance decay analyses: an Early Jurassic ammonite case study. *Dryad Digital Repository*. doi: 10.5061/dryad.sv71c

#### SUPPORTING INFORMATION

Supporting information can be found in the Annexe 4.

# **III.** Conclusion

Le succès de la relation de Similarity Distance Decay provient essentiellement de son apparente facilité d'utilisation, de son large champ d'application et de son fort potentiel explicatif. Cependant, de nombreux facteurs (e.g. taille de grain, échelle spatiale, niveau phylogénétique) sont susceptibles d'influencer les motifs et les taux de SDD de manière imprévisible. Ils remettent ainsi en question la validité des interprétations (macro)écologiques tirées des analyses de SDD. Les conclusions issues d'analyses à une échelle spatiale, d'échantillonnage et à un niveau phylogénétique donnés ne peuvent être facilement extrapolées à d'autres échelles. Ceci incite à adopter une approche multi-échelle, nécessairement plus complexe, afin de pouvoir distinguer, au sein des analyses de SDD, ce qui correspond à un réel signal macroécologique et ce qui relève d'un choix, *a priori*, des échelles d'étude. Par ailleurs, les analyses de SDD ne constituant pas un moyen fiable de détecter une structuration biogéographique, cette méthode ne peut être utilisée lorsque le contexte biogéographique est mal contraint. L'application de méthodes d'ordination (e.g. non-metric multidimensional scaling, analyse factorielle des correspondances) avant toute analyse de SDD apparait donc nécessaire.

Dans le cadre de notre étude, une fois les effets d'échelle identifiés, nos analyses de SDD nous ont permis de montrer que :

- (1) La différence marquée de taux et de patterns de SDD observée entre les provinces NWE et MED est essentiellement liée à des facteurs environnementaux : plus l'environnement est homogène, plus les espèces se dispersent librement. Ajoutés à l'absence de corrélation entre morphologie de la coquille et taux de SDD, ces éléments renforcent l'hypothèse que la dispersion sur de grandes distances des ammonites avait essentiellement lieu via une dérive planctonique passive au cours des premiers stades juvéniles.
- (2) La SDD ne détecte le provincialisme des ammonites qu'aux niveaux phylogénétiques les plus superficiels (e.g. espèce) alors que celui-ci est toujours présent au niveau du clade. Ceci appelle à la prudence lorsque les analyses de SDD ne portent que sur un seul niveau phylogénétique (e.g. Condit et al., 2002; Qian et al., 2005; Astorga et al., 2012; Capinha et al., 2015).

De nombreux aspects de la méthode de SDD ont été testés sur des données empiriques, ce qui a permis d'en révéler les limites. Cependant, seul un travail sur des données simulées s'employant à montrer de la manière la plus exhaustive possible la stabilité du signal de SDD face à des changements d'échelle, d'indice de similarité et de modèle statistique, permettrait de poser un cadre théorique

rigoureux pour cette méthode et d'en exploiter ainsi le potentiel sans risque d'interprétation erronée. Pour l'heure, même si la SDD s'avère utile pour caractériser le renouvellement taxinomique contrôlé par la distance géographique, elle ne devrait pas être utilisée comme indicateur direct des capacités de dispersion et espèces et de l'hétérogénéité environnementale de leur milieu de vie.

# **CHAPITRE 4**

# FACTEURS DE CONTRÔLE DES TAILLES DES AIRES DE REPARTITION CHEZ LES AMMONITES DU PLIENSBACHIEN INFERIEUR DE LA TETHYS DE L'OUEST

# **CHAPITRE 4**

# FACTEURS DE CONTRÔLE DES TAILLES DES AIRES DE REPARTITION CHEZ LES AMMONITES DU PLIENSBACHIEN INFERIEUR DE LA TETHYS DE L'OUEST

Ce quatrième chapitre est composé essentiellement d'un manuscrit soumis à la revue *Journal of Biogeography*. Le manuscrit proprement dit est précédé d'un résumé en français (partie I) et est suivi par deux analyses supplémentaires. La première est une extension du manuscrit, rédigée en anglais, qui porte sur le lien entre la taille de l'aire de répartition géographique et la durée de vie des espèces (partie III). La seconde teste la règle de Rapoport, c'est-à-dire la tendance à l'augmentation de la taille des aires de répartition des taxons avec la latitude (partie IV). Toutes les références citées dans le manuscrit soumis figurent à la fin de la thèse (partie *Références bibliographiques*).

# I. Résumé du manuscrit

La taille de l'aire de répartition géographique des espèces constitue un caractère écologique et évolutif fondamental. Au cours de la dernière décennie, la détermination de l'étendue de répartition des espèces est devenue un enjeu crucial pour l'évaluation de leur risque d'extinction face aux changements climatiques et aux perturbations environnementales engendrés par les activités humaines. Malgré ce regain d'intérêt, divers estimateurs d'étendue de répartition ont été couramment utilisés sans que leur pertinence soit réellement discutée. De plus, bien que les différents facteurs de contrôle de l'étendue de répartition des espèces soient identifiés (e.g. capacités de dispersion, tolérance écologique, compétition inter-spécifique, caractéristiques environnementales, barrières physiques), leur influence respective reste encore largement débattue et les travaux tenant compte simultanément de ces différents facteurs sont rares.

Les caractères morphologiques et physiologiques définissant les capacités de dispersion des espèces (e.g. taille du corps, motricité, tolérance écologique/thermique) étant en partie héritables, la taille des aires de répartition est supposée être phylogénétiquement autocorrélée. Ainsi, les espèces phylogénétiquement proches devraient montrer des étendues de répartition similaires et

significativement différentes d'une distribution phylogénétique aléatoire. Une telle autocorrélation phylogénétique de l'étendue de répartition des espèces a été mise en évidence chez plusieurs groupes (e.g. mollusques du Crétacé, oiseaux australiens, poissons téléostéens nord-américains, marsupiaux australiens, lépidoptères de Grande-Bretagne). Cependant d'autres travaux, utilisant parfois les mêmes bases de données mais d'autres méthodes, ont montré que l'étendue de répartition des espèces ne pouvait être considérée comme un caractère héritable. Deux facteurs au moins rendent difficile la comparaison de ces différentes études et empêchent donc de mettre fin au débat. Le premier se rapporte à la diversité des méthodes employées pour mesurer l'étendue de répartition des espèces (e.g. aire d'occurrence, nombre de cellules d'une grille, étendue latitudinale), reconstruire les phylogénies et estimer les distances phylogénétiques inter-espèces (e.g. distance génétique, temps d'évolution, nombre de nœuds), et mesurer l'héritabilité phylogénétique de ce caractère (e.g. I de Moran,  $\lambda$  de Pagel, coefficient de corrélation de Spearman). Le second tient au fait que la majorité de ces études cherchent à savoir si les étendues sont phylogénétiquement héritables ou non, mais s'interrogent rarement sur les causes de cette héritabilité. Parmi ces paramètres, certains correspondent en effet à des caractères héritables et sont dits « intrinsèques » aux espèces (e.g. mobilité, valence écologique, espérance de vie, taille du corps) ; alors que d'autres sont « extrinsèques » aux espèces et ne peuvent être hérités (e.g. hétérogénéité environnementale, courantologie en milieu aquatique, barrières géomorphologiques).

Le manuscrit présenté dans la partie II ci-après aborde l'héritabilité phylogénétique des étendues de répartition géographique des ammonites du Pliensbachien inférieur. L'intérêt de ce modèle d'étude est qu'il permet d'appréhender l'influence des paramètres environnementaux sur l'héritabilité de l'étendue de répartition grâce à la distribution des espèces dans deux provinces biogéographiques aux environnements contrastés. Un conservatisme phylogénétique de l'étendue de répartition étant plus susceptible de se produire lorsque des espèces phylogénétiquement proches partagent le même environnement, notre hypothèse de départ est que l'étendue de répartition sera d'autant plus héritable que l'environnement sera spatio-temporellement stable. Les analyses sont menées à deux échelles temporelles (sous-étage et chronozone) afin d'évaluer la stabilité du signal d'héritabilité phylogénétique au cours du temps chez un même groupe d'organismes, et en utilisant deux estimateurs d'étendue de répartition (aire d'occurrence et étendue latitudinale) afin de déterminer leur influence sur le signal obtenu.

Les résultats montrent que l'étendue géographique est plus fréquemment phylogénétiquement conservée chez les espèces méditerranéennes (MED) que chez les espèces nord-ouest européennes (NWE). Ce contraste de conservatisme phylogénétique serait dû à la différence de stabilité environnementale caractérisant les deux provinces. La province NWE correspond à une mer épicontinentale n'excédant pas 200 m de profondeur, bordée par des continents et ponctuée de

nombreux archipels. Cette configuration paléogéographique particulière est à l'origine de nombreuses perturbations environnementales telles que des apports d'eau douce et de nutriments, des incursions de courants chauds et froids en provenance de l'océan Téthys et de la mer Arctique, des changements de courantologie, et des évènements anoxiques ; toutes susceptibles de modifier la dispersion des ammonites. A l'inverse, la province MED correspond à des bassins profonds influencés par les eaux de surface chaudes et riches en nutriments de l'océan Téthys, et représente des paléoenvironnements marins physiquement stables tant spatialement que temporellement. Cette différence de signal phylogénétique entre les espèces des deux provinces en lien avec la stabilité environnementale, renvoie au concept d'« étendue potentielle » (i.e. l'aire au sein de laquelle une espèce serait présente si toutes les limites de dispersions étaient surmontées) et d'« étendue réalisée » (i.e. l'aire plus restreinte au sein de laquelle une espèce est réellement présente). Les espèces MED auraient exprimé plus pleinement leur étendue potentielle que les espèces NWE, engendrant ainsi un signal phylogénétique de conservatisme des étendues de répartition plus fréquent. Ceci nous montre que l'héritabilité des étendues de répartition peut différer au sein d'un même groupe d'organismes et pour une même période de temps.

Par ailleurs, le fait que les résultats d'héritabilité varient au cours du temps en terme de significativité et selon l'estimateur d'étendue choisi révèle que l'héritabilité phylogénétique de l'étendue des espèces est un caractère relativement labile et non pas un caractère propre ni temporellement stable pour un groupe d'organismes. La labilité de ce trait macroécologique majeur pourrait expliquer les résultats conflictuels obtenus par les précédentes études abordant la problématique de l'héritabilité de la taille des aires des espèces. Il semblerait que seules certaines combinaisons des multiples facteurs intrinsèques et extrinsèques contrôlant la taille des aires des espèces engendrent un signal de conservatisme phylogénétique.

# Heritability of species range sizes is the combined outcome of phylogeny and environmental stability

Axelle Zacaï<sup>1</sup>\*, Emmanuel Fara<sup>1</sup>, Arnaud Brayard<sup>1</sup>, Rémi Laffont<sup>1</sup>, Jean-Louis Dommergues<sup>1</sup> and Christian Meister<sup>2</sup>

<sup>1</sup>UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Univ. Bourgogne Franche-Comté, 6 Boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France, <sup>2</sup>Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, Département de Géologie et de Paléontologie, 1 Route de Malagnou, 1211 Genève 6, Switzerland \*Correspondence: Axelle Zacaï, UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Univ. Bourgogne Franche-Comté, 6 Boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France. E-mail: axelle.zacai@gmail.com

## ABSTRACT

**Aim** To test for the heritability of geographic range size and to explore the effect of the environment on this potential heritability.

**Location** The western Tethys Ocean and its surroundings (present-day Europe, Middle-East and North Africa) during the early Pliensbachian (Early Jurassic).

**Methods** Using 104 localities and 1765 occurrences of ammonite species, we estimated geographic range sizes using the extent of occurrence and the latitudinal range. The heritability of range size was tested using the Moran's *I*. We conducted these analyses for two neighboring provinces with contrasted environmental features (Mediterranean and North West European). We also explored scale effects by considering the whole western Tethys and two temporal resolutions (chronozone and substage).

**Results** At the scale of the early Pliensbachian, species range size is phylogenetically conserved for the latitudinal range, regardless of the spatial scale considered, whereas only species of the Mediterranean province show a phylogenetic signal for the extent of occurrence. At the scale of the chronozone, latitudinal range size is only partially maintained phylogenetically. A marked difference of phylogenetic signal is observed between the Mediterranean and the North West European species. **Main conclusions** Species range size may be partly determined by phylogeny, but this heritability is modulated by environmental stability. The heritability of species range size may be labile through

time in a same lineage and may differ between contemporaneous species of a same group. This lability stems from the fact that species range size results from a complex interplay of intrinsic and extrinsic factors. It seems that only some combinations of these factors may lead to range size conservatism.

#### Keywords

ammonites, Early Jurassic, environment, phylogeny, provincialism, species range size

#### **INTRODUCTION**

Geographic range size is a fundamental ecological and evolutionary feature of species (Gaston, 2003; Gaston & Fuller, 2009). Interest for the measurement of species range size and for the appraisal of its determinants has grown over the past decade, along with the concern about species extinctions related to climate change and human activities (Kiessling & Aberhan, 2007; Mace et al., 2008; Collen et al., 2016; Joppa et al., 2016). Indeed, range size is postulated to be a good predictor of extinction risk (Jablonski, 1987; Lawton & May, 1995; Rosenzweig, 1995; Gaston, 1998; Purvis et al., 2000; Kiessling & Aberhan, 2007) and as such, it is one of the five criteria used by the International Union for Conservation of Nature to establish the Red List of Threatened Species (IUCN, 2001).

Following Rapoport's (1982) work on areography, the definition and measurement of species geographic ranges have been intensively investigated over the past two decades (Gaston, 1991a, 1994b, 1996; Brown & Lomolino, 1998; Gaston, 1998; Gaston & Chown, 1999a; Gaston, 2003; Gaston & Fuller, 2009; Geber, 2011). These studies distinguish two main measures of species range: the *extent of occurrence*, i.e. the area between the outer-most limits to a species occurrence; and the *area of occupancy*, i.e. the area over which the species is actually found. However, as the quantification of species range size depends on the resolution of available data, it is sometimes estimated using other variables such as the number of occurrences (e.g. Finnegan et al., 2015; Longrich et al., 2016), the maximal latitudinal range (Qian & Ricklefs, 2004; Waldron, 2007; Powell, 2007; Harnik et al., 2014), or the number of cells/quadrats occupied by a taxon (Webb & Gaston, 2003; Qian & Ricklefs, 2004; Foote et al., 2008). This diversity of approaches for quantifying species range size is associated to a lack of consensus about its determinants, especially the role of phylogeny.

Using data from Late Cretaceous mollusks, Jablonski (1987) was among the first authors to suggest the heritability of species range size. However, his results have been a matter of intense debate (Webb & Gaston, 2003; Hunt et al., 2005; Waldron, 2007), leading to further investigations on this issue at the crossroad between macroevolution and macroecology. Several studies documented the phylogenetic conservatism of range size in different clades (Freckleton et al., 2002; Blackburn et al., 2004; Jones et al., 2005; Freckleton & Jetz, 2009), but other works found that range size was not a species-level heritable trait (Gaston & Blackburn, 1997; Webb et al., 2001; Freckleton et al., 2002;

Böhning- Gaese et al., 2006). Table 4.1 summarizes these contrasted observations together with the methods used to assess the phylogenetic signal in range size. Most of these studies focused on the phylogenetic heritability, but only a few of them considered the role of environmental parameters in shaping species ranges (Böhning-Gaese et al., 2006; Kiessling & Aberhan, 2007; Mouillot & Gaston, 2009; Abellán & Ribera, 2011). This is all the more surprising as the range size of a species likely results from a complex interplay of intrinsic and extrinsic factors. Even if analyses of their combined effects are difficult to conduct due to the lack of adequate datasets, the potential influence of parameters other than phylogeny should be considered. In addition, except for a few studies on Mesozoic marine organisms and Cenozoic mammals (Jablonski, 1986a, 1987; Kiessling & Aberhan, 2007; Carotenuto et al., 2010), most researches on the relationships between species range size and phylogeny have focused on extant taxa (Table 4.1). Since palaeontological data offer an extensive temporal perspective on biogeographical patterns, climate and environmental changes, they are pertinent for investigating the relative roles of phylogeny and environment in the determination of species range size. For that purpose, an appropriate palaeontological dataset should be composed of closely related species evolving within at least two contrasted ecoregions.

Here we investigate the geographic range size heritability of a group of ammonites (externallyshelled cephalopods) from the Early Jurassic. These ammonites lived in the western part of the Tethys Ocean which corresponds to present-day Europe, Middle-East and North Africa (Fig. 4.1). These species are distributed within two environmentally contrasted provinces (Smith & Tipper, 1986; Dommergues & El Hariri, 2002; Wignall et al., 2005; Arias, 2007; Dommergues et al., 2009; Dera et al., 2009a, 2009b; Reggiani et al., 2010; Dera et al., 2011b). The northern province is characterized by a shallow epicontinental sea surrounded by continents and punctuated by numerous archipelagos, whereas the southern province corresponds to a series of deep basins opened on the Tethys Ocean (Fig. 4.1). The southern province is known to be more physically stable that the northern province (Hallam, 1972; Smith & Tipper, 1986; Dera et al., 2011b). Based on this environmental context, we address the following questions: (i) is species range size a heritable trait? (ii) Can the environment affect the phylogenetic signal of range size? Since phylogenetic range-size conservatism is more likely to occur when species share common environmental conditions (Mouillot & Gaston, 2009), we hypothesize that species range size will be more heritable when environmental conditions are spatiotemporally stable.

Clade	n	Analytical method	Use of a phylogeny	Phylogenetic signal	Range variable	Source
Molluscs (fossil)	172	Spearman's rank correlation of ancestor-descendant pairs	Yes	Yes	Geographic range in km	Jablonski, 1987
Birds: Australian	559	Nested ANOVA (orders)	Yes	Yes	Grid cells	Cotgreave & Pagel, 1997
Birds: New World	3901	Nested ANOVA	Yes	No	Grid cells	Gaston & Blackburn, 1997
Birds: Anseriformes	46	Spearman's rank correlation of sister taxon pairs	No (pairs of sister taxa only)	No	Grid cells	Webb et al., 2001
Sunfish	21	Pagel's λ	Yes	No	Area	Freckleton et al., 2002, reanalyzing Pyron, 1999
Suckers	47	Pagel's λ	Yes	Yes	Area	Freckleton <i>et al.</i> , 2002, reanalyzing Pyron, 1999
Australian marsupials	165	Pagel's λ	Yes	Yes	Grid cells	Freckleton <i>et al.</i> , 2002, reanalyzing Johnson, 1998
Lepidoptera (UK)	38	Pagel's λ	Yes	No	Latitudinal range (based on grid cells)	Freckleton <i>et al.</i> , 2002, reanalyzing Dennis et al., 2000
Birds	103	Range size asymmetry of sister taxon pairs	No (pairs of sister species only)	No	Grid cells	Webb & Gaston, 2003
Molluscs (fossil)	56	Range asymmetry of ancestor-descendant pairs	No (pairs of ancestor- descendant only)	No	Geographic range in km (no further details)	Webb & Gaston, 2003, reanalyzing Jablonski, 1987
Birds: Psittaciformes	349	Moran's <i>I</i> at various taxonomic ranks	No (taxonomy)	Yes (species and genera)	Area, grid cells and latitudinal range	Blackburn et al., 2004
Herbaceous and woody plants	57	Nested ANOVA at various taxonomic ranks	No	No	Landtitudinal range a area (based on grid cells)	Qian & Ricklefs, 2004
Molluscs (fossil)	172	Spearman's rank correlation of ancestor-descendant pairs	Yes	Yes	Geographic range in km	Hunt et al., 2005, reanalyzing Jablonski, 1987
Birds	103	Spearman's rank correlation of ancestor-descendant pairs	No (pairs of sister species only)	Yes	Grid cells	Hunt <i>et al.</i> , 2005, reanalyzing Webb & Gaston, 2003
Terrestrial mammals	4745	Moran's <i>I</i> and Pagel's λ	Yes	Yes	Area	Jones et al., 2005

**Table 4.1** Studies of range size heritability for various clades and time intervals.

Birds: Sylviidae	26	Regression associated to Mantel tests	Yes	No	Area	Böhning-Gaese et al., 2006
Birds: North American	65 pairs of sister species	Randomization test on range size symmetry	Yes	Yes	Latitudinal range	Waldron, 2007
Carnivores, Artiodactyla and Primates	891	GLS model incorporating spatial and phylogenetic components and Pagel's λ	Yes	Yes (but weak)	Area	Freckleton & Jetz, 2009
Birds	1136	Spearman's rank correlation of sister species pairs	No	Yes	Area	Mouillot & Gaston, 2009
Mammals (fossil)	220	Blomberg's $K$ statistic and Pagel's $\lambda$	Yes	Yes (genera) No (species)	Proportion of localities of occurrence and area	Carotenuto <i>et al.</i> , 2010
Water beetles (10 lineages)	174	Blomberg's <i>K</i> and phylogenetic eigenvector regression	Yes	Yes but weak and not for all lineages	Area	Abellán & Ribera, 2011
South American avifauna	2869	Comparison of species-range size distribution of simulated and empirical data (Kolmogorov- Smirnov two-sample D* statistic) and Pagel's λ	No	Yes but not directly	Grid cells	Borregaard et al., 2012
Trilobites	38	Pagel's λ and Blomberg' s K	Yes	Yes	Coastal distance (km) and latitudinal extent	Hopkins, 2011
Terrestrial carnivorans	231	Blomberg' s $K$ , Pagel's $\lambda$ and Moran's $I$	Yes	Yes but driven by the size of geographic domain	Area	Machac et al., 2011
North American trees	598	Blomberg' s <i>K</i> and Moran's <i>I</i>	Yes	Yes (but weak)	Area + latitudinal range	Morin & Lechowicz, 2013

Abbreviations: *n*, number of taxa; PS, phylogenetic signal indicating whether a significant positive phylogenetic correlation has been reported for the range size data of each clade.

#### MATERIAL AND METHODS

#### Dataset

We used the dataset of Dommergues et al. (2009) on early Pliensbachian (Early Jurassic, c. 190.8  $\pm$  1 Ma to 187.6  $\pm$  1 Ma, Gradstein et al., 2012; Fig. 4.1a) ammonites which consists of 214 revised species distributed among 104 fossil localities of the western Tethys and adjacent areas (Fig. 4.1b). The palaeocoordinates of each fossil locality were calculated following the procedure described in Annexe 5. The early Pliensbachian is known as a time of marked provincialism between two provinces: the Mediterranean Tethys (MED) in the south and the North-Western Europe (NWE) in the north (Fig. 4.1b). These two contrasted provinces have been recognized for ammonites (Neumayr, 1872; Donovan, 1967; Hallam, 1969; Dommergues, 1982; Geczy, 1984; Dommergues & Meister, 1991; Meister & Stampfli, 2000; Dommergues et al., 2009), brachiopods (Ager, 1967, 1973, Vörös, 1977, 1993), bivalves (Hallam, 1977; Liu et al., 1998), ostracods (Bate, 1977; Lord, 1988; Arias & Whatley, 2005) and belemnites (Doyle, 1987, 1994). In addition to this faunal differentiation, the MED and NWE provinces are characterized by contrasted palaeogeographies and palaeoenvironments. The NWE province corresponds to an epicontinental sea not exceeding 200 m of depth, surrounded by continents and punctuated by numerous archipelagos (Fig. 4.1b). This singular configuration led to a strong influence of numerous perturbations, such as freshwater influxes, nutrient inputs, anoxia, incursions of cold and warm waters and changes in water currents (Rosales et al., 2004a; Wignall et al., 2005; Arias, 2007; McArthur et al., 2008; Dommergues et al., 2009; Dera et al., 2009a, 2009b, 2011b). Conversely, the MED province corresponds to deep basins influenced by warm and nutrient-rich surface waters from the Tethys Ocean and represents more physically stable open-marine palaeoenvironments (Hallam, 1972; Smith & Tipper, 1986; Dommergues et al., 2009; Dera et al., 2011b).

Dommergues et al. (2009) thoroughly revised the taxonomy of the early Pliensbachian ammonites. Hardy et al. (2012) built upon this work by further introducing a species-level phylogenetic hypothesis (Fig. 4.2) that they used to demonstrate the phylogenetic clustering of species extinctions during this interval. Here we use this phylogeny to investigate whether closely related species exhibit more similar range sizes than expected by chance and whether environmental stability can alter this phylogenetic signal. Species occurrences are documented for the three successive chronozones of the early Pliensbachian, i.e. Jamesoni, Ibex and Davoei (Fig. 4.1a).



**Figure 4.1.** Biostratigraphical and palaeogeographical contexts of the early Pliensbachian. (a) Ammonite chronozones (Page, 2003; Gradstein et al., 2012) and their approximate absolute ages (Gradstein et al., 2012). (b) Palaeogeographical reconstruction of the western Tethys and adjacent areas with the palaeolocation of the 104 fossil localities used here. NW European localities are represented by circles and Mediterranean localities are represented by squares. Abbreviations: Ad, Adria bloc; Africa, African bloc; Anatolia, Anatolian bloc; Eurasia, Eurasian bloc; Ib, Iberian bloc.



**Figure 4.2** Species-level phylogenetic hypothesis for early Pliensbachian ammonites (after Hardy et al., 2012) together with their province(s) of occurrence. Inter-species phylogenetic distances are calculated as the number of nodes that separate each species pair in the phylogeny. Abbreviations: MED, Mediterranean; NWE, North-West European.

#### **Range size heritability**

We tested the heritability of species range size using the spatial autocorrelation index Moran's I (Moran, 1950; Gittleman & Kot, 1990) as implemented in the function gearymoran of the package ade4 (Chessel et al., 2004; Dray et al., 2007) in R (v.3.0.2; R Development Core Team, 2010). We choose this index because (i) it is frequently used to test for phylogenetic autocorrelation (e.g. (Gittleman & Kot, 1990; Gittleman et al., 1998; Jones et al., 2005; Hardy et al., 2012), (ii) it applies to whole phylogenies rather than species-pairs (Harmon & Glor, 2010; Abellán & Ribera, 2011), (iii) it does not imply an evolutionary model (Münkemüller et al., 2012), (iv) polytomies have very small effects on it (Münkemüller et al., 2012) and (v) it is non-parametric as implemented in gearymoran. As this index is not based on a Brownian model of trait evolution, its values cannot be directly compared across studies (Münkemüller et al., 2012). The null hypothesis of no phylogenetic signal was tested for significance using 1000 random permutations of range size values across the tips of the phylogenetic tree. Moran's I varies from -1 to +1, with positive values indicating that the trait of interest is more similar than expected by chance and negative values indicating an absence of correlation between the trait and the inter-species phylogenetic distance (Paradis, 2012; p. 210). Phylogenetic distances were calculated as the number of nodes that separates each species pair in the phylogeny (Fig. 4.2).

We estimated species range sizes using two variables: the extent of occurrence (for species with at least three occurrences; Gaston, 2003) and the latitudinal range (for species with at least two occurrences). While conducting the analyses, we tested whether these two variables yield consistent signals of heritability. The frequency distribution of geographic range sizes tend to be strongly right-skewed for extant and fossil marine species (Jablonski, 1987; Jablonski & Valentine, 1990; McAllister et al., 1994; Powell, 2007; Kiessling & Aberhan, 2007; Foote et al., 2008; Myers et al., 2013), as for most terrestrial assemblages (Blackburn & Gaston, 1996; Gaston & Blackburn, 1997; Gaston, 1998, 2003). Our dataset is no exception (Fig. 4.3).

We conducted the analyses at the province scale. Only species occurring exclusively in one province (hereafter referred as "MED species" and "NWE species") were taken into account. In addition, we explored the species range size heritability at the scale of the western Tethys. In this case, the dataset is composed of MED species, NWE species and trans-province species (i.e. species that occur in both provinces). Analyses were conducted either for the entire early Pliensbachian or for each of the three chronozones. The scale of the chronozone presents three advantages: (i) it represents the best compromise between a high spatio-temporal resolution and a large sample size (Zacaï et al., 2016), (ii) biostratigraphic correlations between the NWE and the MED provinces are robust at this scale (Dommergues & Meister, 1991; Page, 2003; Zacaï et al., 2016), and (iii) this finer resolution allows us to track potential changes in species range size heritability through

successive time intervals. The phylogenies corresponding to these chronozones are available in Annexe 5.

Geography can be a confounding factor when investigating phylogenetic autocorrelation (Legendre, 1993; Qian & Ricklefs, 2004; Purvis, 2008; Hardy et al., 2012).



**Figure 4.3**. Distribution of latitudinal ranges for early Pliensbachian ammonites of the western Tethys and adjacent areas. Note the typical strongly right-skewed distribution.

Indeed, spatial autocorrelation is a common property of ecological data that can reduce the power of statistical tests because it violates the assumption of sample independence (Legendre, 1993). To control for potential spatial autocorrelation of ammonite range sizes, we calculated the geographic range midpoint of each species for each sub-dataset of interest, and then used these midpoints to compute triangular matrices of great circle (i.e. orthodromic) distances between each species pair. We found non-significant values of Moran's *I* for each sub-dataset analyzed (see Supp. Table 6.2 in Annexe 5), which means that ammonite species range sizes are not spatially autocorrelated.

### RESULTS

At the scale of the early Pliensbachian, latitudinal range size is phylogenetically conserved in both provinces and for the western Tethys Ocean (Moran's I > 0; p < 0.05; Table 4.2).

However, this signal is not maintained through time as shown by the analyses at the chronozone scale (Table 4.2). MED species show a phylogenetic conservatism of latitudinal range size during Ibex and Davoei but not during Jamesoni. NWE species show a phylogenetic conservatism during Ibex only. Western Tethys species never show such a phylogenetic conservatism.

For the extent of occurrence, only MED species show a conservatism of range size at the scale of the early Pliensbachian and during the Ibex chronozone (Moran's I > 0; p < 0.05; Table 4.2). In all the other cases, Moran's I values are either significant and negative or not significant (Table 4.2).

To sum up: (i) a species range size conservatism is observed for the latitudinal range at the scale of the early Pliensbachian, regardless of the spatial scale considered. Only MED species show a phylogenetic signal for the extent of occurrence; (ii) the phylogenetic signal for latitudinal range size is maintained for MED species during the Ibex and Davoei chronozones, and for NWE species during the Ibex chronozone only; (iii) overall, the two provinces show a marked contrast in phylogenetic signal. Range size of MED species is more frequently phylogenetically conserved than for NWE species.

	8	1 0		J		
Temporal		Spatial scale				
interval	Range variable	MED	NWE	Western Tethys		
	n	43 sp	22 sp	117 sp		
Early Pliensbachian	Extent of occurrence	0.0052***	-0.045	-0.005		
	n	66 sp	29 sp	147 sp		
	Latitudinal range	0.0118**	0.027*	0.004**		
	n	14 sp	5 sp	33 sp		
DAVOEI	Extent of occurrence	-0.071	-0.225	-0.061		
DAVOEI	n	17 sp	7 sp	38 sp		
	Latitudinal range	0.105*	-0.159	-0.008		
	п	22 sp	11 sp	57 sp		
IDEV	Extent of occurrence	0.059*	-0.180	0.010		
IBEA	п	29 sp	13 sp	66 sp		
	Latitudinal range	0.216***	0.156**	0.008		
JAMESONI	п	33 sp	12 sp	67 sp		
	Extent of occurrence	-0.0036***	-0.110	-0.017		
	n	49 sp	16 sp	87 sp		
	Latitudinal range	-0.0065**	-0.053	-0.009*		

Table 4.2. Phylogenetic conservatism of species range size as measured by the Moran's 1

Abbreviations: *n*, number of species considered in the analyses; *sp*, species; MED, Mediterranean province; NWE, North-West European province. Note: \*\*\*p < 0.001, \*\*p < 0.01, \*p < 0.05, no symbol = not significant.

#### DISCUSSION

#### Heritability of species range size

Species range size is a trait defined by a complex interplay of biological and environmental factors including species dispersal ability, ecological tolerance, inter-specific competition, environmental features and physical barriers (e.g. Brown & Lomolino, 1998; Gaston, 2003; Böhning- Gaese et al., 2006). As such, the heritability of this macroecological trait probably involves processes more complex than a simple transmission of biological characters from ancestor to descendant. Thus, species range size will be best conserved in a lineage if the transmission of biological characters is associated to a spatio-temporal stability of environmental conditions. This may particularly apply to organisms whose dispersal is largely controlled by the environment, such as ammonites which are supposed to achieve their long-distance dispersal essentially through passive planktonic drift during early juvenile, post-hatching stages (Westermann, 1996; Brayard et al., 2006, 2007, 2009; De Baets et al., 2012; Ritterbush et al., 2014; Naglik et al., 2015; Zacaï et al., 2016). Mouillot & Gaston (2009) raised this point for extant species by suggesting that geographic range-size phylogenetic conservatism is more likely to occur when closely related species share common environmental conditions.

Our findings are consistent with this statement. Range size conservatism is more pronounced in the MED province that is characterized by physically stable open-marine palaeoenvironments during the early Pliensbachian (Hallam, 1972; Smith & Tipper, 1986; Dera et al., 2011b). In contrast, the weak phylogenetic signal in the NWE province probably results from the spatio-temporal instability of its palaeoenvironments. Indeed, the singular configuration of this province led to a strong influence of numerous perturbations such as freshwater influxes, nutrient inputs, incursions of cold Boreal and warm Tethyan or Panthalassan waters, changes in current dynamics, and anoxia (Hallam, 1972; Smith & Tipper, 1986; Rosales et al., 2004a; Wignall et al., 2005; Arias, 2007; McArthur et al., 2008; Dommergues et al., 2009; Dera et al., 2009a, 2009b, 2011b), all susceptible to modify ammonite dispersal and ranges. This refers to the concept of *potential range* (i.e. the area within which a species would be found if all dispersal limitations were overcome) vs. *realized range* (i.e. the smaller area within which a species does occur; Udvardy & Papp, 1969; Gaston, 1994a, 2003). The MED species may have expressed their potential range more fully than the NWE species, resulting for the former in a significant phylogenetic signal.

Over the last decade, the question of species range size heritability has been addressed for a variety of clades. However, evidence for species range size conservatism is mixed and for the moment, no consistent conclusion has been reached (Mouillot & Gaston, 2009; Morin & Lechowicz, 2013). Here we show that for one homogeneous group of species and for a limited period of time, the phylogenetic

signal of range size heritability may fluctuate among contemporaneous species and through time. The lability and potential volatility of this macroecological trait can explain the conflicting results of previous studies on species range size heritability (Table 4.1). Moreover, only a multi-scale approach can identify this lability. Our conclusions about range size heritability could have been different if we had focused our analyses on one geographical area and one chronozone only. The instability of the phylogenetic signal through time and space suggests that range size conservatism may be scale-dependent and emerges only for some given combinations of extrinsic and intrinsic factors.

#### Extent of occurrence vs. latitudinal range

Besides the influence of the spatial and temporal scales, our results show that the phylogenetic conservatism of geographic range size may change according to the variable used to quantify this range (Table 4.2). As expected, species latitudinal ranges are more phylogenetically conserved than species extents of occurrence, regardless of the spatial and temporal scales (Table 4.2). This observation probably results from a difference in constraints on species dispersal according to latitude and longitude. The latitudinal dispersal of species is largely limited by variations of temperature, climate and environment that characterize latitudinal transects (e.g. Gaston, 2003; Calosi et al., 2010). As species tolerance to all these external parameters largely depends on physiological heritable characters (Gaston & Spicer, 2001; Calosi et al., 2007; Bernardo et al., 2007; Gaston, 2009; Gaston et al., 2009; Calosi et al., 2010), their latitudinal range is much more susceptible to be constrained and to show a phylogenetic signal than their extent of occurrence.

#### CONCLUSIONS

Our results suggest that species range size may be partly determined by phylogeny (i.e. by biological/physiological heritable characters), but that this heritability is probably modulated by environmental stability. They also show that this phylogenetic heritability (i) may differ between contemporaneous species of the same group, (ii) may be labile through time in a lineage and (iii) may vary according to the variable used to quantify the range. This lability stems from the fact that species range size results from an interplay of multiple intrinsic and extrinsic factors, including dispersal abilities, ecological tolerance, inter-specific competition, environmental features and physical barriers. It seems that only some combinations of these factors may lead to range size conservatism. Future studies should thus investigate the environmental conditions that may favor species range size conservatism if we want to make progress in our understanding of range size heritability.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank Bruno Vrielynck (Université Pierre et Marie Curie) for the reconstruction of the early Pliensbachian palaeogeographic map of the western Tethys, as well as for the calculation of fossil locality palaeocoordinates. Romain Vaucher (Université Claude Bernard Lyon 1) is thanked for his help with Adobe Illustrator. This study was partly supported by the Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB).

# REFERENCES

References can be found at the end of the manuscript in the Références bibliographiques section.

## SUPPORTING INFORMATION

Supplementary material can be found in the Annexe 5.

# III. Range size and species duration

In addition to representing a partially heritable character, range size seems to be positively related to species duration: species with larger range size tend to persist for longer over geological time (Jablonski, 1986b, 1987; Lawton & May, 1995; Miller, 1997; Gaston, 1998; Jablonski & Hunt, 2006; Liow, 2007; Payne & Finnegan, 2007; Kiessling & Aberhan, 2007; Foote et al., 2008). The most commonly evoked explanation for this relationship is that geographically widespread species are also, on average, the more locally abundant, and are thus less vulnerable/endangered than geographically confined and rare species (e.g., Jackson, 1974; Lawton, 1995; Lawton & May, 1995; Gaston, 1998, 2003; Dunhill & Wills, 2015), a view that is also supported by studies on extant taxa (Purvis et al., 2000; Fagan et al., 2002; Jones et al., 2003; Murray & Hose, 2005). The correlation between range size and species longevity appears to be a common phenomenon, except for intervals of mass extinction events during which most species are affected regardless of their geographical distribution (Jablonski, 1986c, 1987; Payne & Finnegan, 2007; Kiessling & Aberhan, 2007; Dunhill & Wills, 2015). Interestingly, several studies showed that while a large geographical range seems inefficient to enhance species survivorship during mass extinction events, this macroecological trait prevents extinction at higher taxonomic levels (Jablonski, 1986a; Jablonski & Raup, 1995; Kiessling & Baron-Szabo, 2004; Jablonski, 2005; Powell, 2005; Jablonski, 2008; Landman et al., 2014).

The early Pliensbachian corresponds to a long-term decrease in ammonite richness in the western Tethys and adjacent areas, notably showing a drastic drop of origination rate and a slight extinction pulse during the Davoei chronozone (Fig. 2.4; Dommergues et al., 2009; Dera et al., 2010; Hardy et al., 2012). Thus, for this relatively quiescent interval in terms of extinction/origination dynamics (i.e., "normal background extinction time"), it can be expected that ammonite species with a large range size would have longer durations than species with a small range size.

We tested the effect of range size (extent of occurrence and latitudinal range) on species duration (see Jablonski, 1986a, 1987 for discussion on the relationship direction) using generalized estimating equations (GEE). GEE are a procedure to fit regression models taking the correlations among the observations into account (e.g. Liang & Zeger, 1986). The parameters from the regression model are estimated from the data. This regression model is a generalized linear model (GLM; McCullagh & Nelder, 1989), meaning that the response variable may be non-normal, for instance, binomial or Poisson. Here, the observations are the species and the correlations among them correspond to their phylogenetic relatedness, calculated as the number of nodes separating each species pair. The response variable is the species duration, and considering the discrete nature and right-skewed distribution of the ammonite durations (Fig. 4.4), we used a Poisson error distribution for this variable and consequently, a log link function in the GEE model. This model is of the form:

# $\log(E[y_i]) = \beta_0 + \beta_1 x_{i1}$ (Paradis & Claude, 2002)

Where  $E[y_i]$  is the expectation of the response variable (species duration) for the *i*<sup>th</sup> species;  $\beta_0$  and  $\beta_1$  are the coefficients of the model (i.e. "intercept" and "slope", respectively); and  $x_{i1}$  is the explanatory variable (geographical range size). We computed this model using the function *compar.gee* of the R package *ape* (Paradis & Claude, 2002 and Paradis et al., 2004, respectively).

Two distinct stratigraphic scales are used for the MED and NWE provinces (Fig. 1.2; Dommergues et al., 2009). Correlations between the two provinces are often difficult or unfeasible at the zonule and/or bioevent level, but are well established at the sub-chronozone level (Page, 2003; Dommergues et al., 2009). That is why we estimated species durations for both NWE and MED species as the number of sub-chronozones between their first and last appearance datum. We only considered species with highly resolved stratigraphical distributions (at the bioevent or bioevent group level and zonule or sub-chronozone level; see list in Annexe 6). The absence of spatial autocorrelation of residuals was verified using Moran's I (I < 0; p > 0.05).



Figure 4.4. Distribution of MED and NWE species durations estimated as the number of subzones between their first and last appearance datum.

Only MED species show a significant effect of latitudinal range size on geological duration (Fig. 4.5). This significant effect is driven by three species with long durations and large latitudinal ranges: *Audaxlytoceras audax, Harpophylloceras eximus,* and *Phylloceras hebertinum* (Fig. 4.5A). These three species are the only representatives of the Phylloceratida and Lytoceratoidea considered in these analyses, two clades that are known to show especially long species durations (Hardy et al., 2012) and large geographical distributions (Dommergues, 1994). Once they are removed from the data analyzed, the correlation between MED species latitudinal ranges and durations becomes non-significant. As such, they are outliers that do not reflect the general trend and we can not consider

that MED species latitudinal range size has a significant effect on their duration. In addition, there is no effect of the extent of occurrence on MED species duration (Fig. 4.5B). Thus, it seems that the classical pattern of correlation between range size and species duration does not apply for MED ammonites.



MED province

**Figure 4.5.** Estimated GEE models for the effect of range size on species duration for early Pliensbachian ammonites of the western Tethys and adjacent areas, according to their province of occurrence (A-B = MED species; C-D = NWE species). Range sizes correspond either to 'maximum' latitudinal ranges (A,C), i.e. the total latitudinal extent explored by a species through its life span (or at least through the early Pliensbachian), or to 'maximum' extent of occurrences (B,D). Significant models are displayed in black (A) and non-significant models are displayed in grey (B-D).

The reason why this correlation does not apply to NWE species is *a priori* less obvious. Indeed, both the palaeogeographical reconstruction and the stratigraphical framework are more reliable for this province than for the MED one (e.g. Cariou et al., 1985; Venturi et al., 2007; Dommergues et al., 2009; J.-L. Dommergues, personal communication). It is thus unlikely that this absence of correlation

results from a bias induced by a poor estimate of either species range size or species duration. On average and regardless of the resolution of their stratigraphical distribution, NWE species have shorter durations than MED species (1.5 subzone for the former against 3 subzones for the latter; see Fig. 4.4). Among the 26 NWE species retained here, 21 live only during one subzone (Annexe 6). These short durations may arise from pseudoextinction events (i.e. anagenetic lineages such as the Liparoceratidae, see for example Fig. 2.3) and/or from true extinctions (i.e. disappearance without descendants). Even if some more or less progressive trends of morphological changes are present in fossil successions, distinguishing anagenesis from cladogenesis is not straightforward (e.g. Aze et al., 2013; Vaux et al., 2016; J.-L. Dommergues, personal communication). Among the 21 NWE species with a duration of one subzone considered here, only 4 may have gone pseudo-extinct through anagenesis (*Acanthopleuroceras actaeon, Aegoceras artygyrus, Beaniceras centaurus, Beaniceras luridum*; see Fig. 2.4).

This disconnection between ammonite species duration and spatial distribution is intriguing compared to the usual pattern observed for various fossil taxa (e.g. Cretaceous molluscs; Ordovician trilobites, brachiopods, and molluscs; Phanerozoic marine invertebrates and microfossils; ostracods from the late Jurassic to the Recent; Jablonski, 1986b, 1987; Lawton & May, 1995; Miller, 1997; Gaston, 1998; Jablonski & Hunt, 2006; Liow, 2007; Payne & Finnegan, 2007; Kiessling & Aberhan, 2007; Foote et al., 2008). Ammonoids may appear as an exception as they are known for their large geographic distributions associated to short geological durations (Kennedy & Cobban, 1976; Ward & Signor, 1983). This is why that they are among the best biostratigraphic fossils (e.g. Kennedy & Cobban, 1976; Monnet et al., 2015a). However, their large geographic distribution did not prevent them from extinctions. The reason for this remains unknown and barely discussed in the literature. As an example, only a few studies addressed the question of the high evolutionary rates of ammonoids (e.g. Ward & Signor, 1983; Brayard et al., 2009; Monnet et al., 2015c; Yacobucci, in press). In their work about the duration of Jurassic and Cretaceous ammonites, Ward & Signor (1983) mention the fact that genera with long durations virtually all share the common morphological trait of small, thick siphuncles. Based on Westermann's (1971) work, they hypothesize that this particular morphological trait might be related to habitat depth, i.e. ammonites with small, thick siphuncles were deep-water species less affected by sea-level fluctuations. Although this idea is attractive, it is unlikely for two reasons: (1) ammonites with long durations are concentrated within a few families and are thus probably not phylogenetically independent; and (2) tests on the pressure-resistance of extant Nautilus siphuncles showed that they all approximately burst at the same pressure (Chamberlain & Moore, 1982), which shows the probable absence of correlation between siphuncle thickness and habitat depth.

Based on this preliminary work, it seems that early Pliensbachian ammonite species duration is not correlated to the extent of their spatial distribution. This pattern is especially obvious for the NWE species as most of them go extinct after one subchronozone only, whatever their geographical distribution. If a pseudoextinction is possible for some of them, most of the NWE species really disappear after one subchronozone. The reason for those rapid extinctions and high evolutionary rates is still unknown, for the early Pliensbachian ammonites as for all the ammonoids, and more work is needed in order to find the causes and mechanisms of this major macroevolutionnary feature.

# IV. Règle de Rapoport

#### 2.1. Introduction

Au-delà des facteurs définissant l'étendue de répartition géographique des espèces ainsi que le rôle de cette répartition sur la durée de vie des espèces, l'un des motifs macroécologiques majeurs étudiés concerne la distribution de ces étendues de répartition en fonction de la latitude. Suite aux travaux de Rapoport (1982), Stevens (1989) propose de nommer « Règle de Rapoport » la tendance des étendues latitudinales des espèces à augmenter en taille depuis l'équateur vers les hautes latitudes. Cette tendance a été observée chez de nombreux groupes d'organismes essentiellement nord-américains (mammifères, arbres, pins, mollusques marins, écrevisses et amphipodes d'eau douce), mais également sud-américains et européens (voir les synthèses de Gaston et al., 1998 et Gaston, 2003). Le mécanisme le plus largement accepté pour expliquer cette tendance est celui dit de la *variabilité climatique* (Stevens, 1989; France, 1992; Letcher & Harvey, 1994; Gaston et al., 1998; Addo-Bediako et al., 2000). Les organismes vivant aux hautes latitudes subissent au cours de l'année des variations saisonnières de température et d'environnement bien plus importantes que ceux vivant aux basses latitudes. Ces organismes sont donc plus euryèces (i.e. capables de tolérer une plus large gamme de conditions environnementales) et se dispersent alors sur de plus grandes distances que les organismes des basses latitudes, créant ainsi un gradient latitudinal des étendues de répartition latitudinale.

Intuitivement séduisante et portée par des racines historiques profondes (e.g. Hutchins, 1947; Dobzhansky, 1950; Janzen, 1967; Brattstrom, 1968), l'hypothèse de la *variabilité climatique* a largement aidé à populariser la Règle de Rapoport. Cependant, depuis la publication de l'article fondateur de Stevens (1989), la généralité de ce patron de distribution spatiale a été largement débattue et son statut de « règle » a, en conséquence, été remis en question par de nombreuses études (e.g. Rohde et al., 1993; Roy et al., 1994; Gaston et al., 1998; Gaston & Chown, 1999b). Cette remise en question provient du fait que seule une proportion faible à modérée d'organismes montre effectivement une tendance à l'augmentation des étendues latitudinales depuis l'équateur vers les hautes latitudes. Ceci est vrai indépendamment de la mesure de distribution spatiale utilisée, de la nature du domaine étudié (marin ou terrestre ; Gaston et al., 1998), et seulement pour une étendue latitudinale limitée (généralement au-delà de 40-50°N ; Rohde, 1996).

La distribution des étendues latitudinales des espèces en fonction de la latitude ayant rarement été étudiée chez des espèces fossiles (voir Jablonski et al., 2013; Veter et al., 2013) et jamais encore chez les ammonoïdes, nous nous proposons ici de tester ce patron chez les ammonites du Carixien de la Téthys de l'Ouest et de ses confins.

#### 2.2. Méthodes

Deux méthodes sont généralement employées pour analyser la distribution latitudinale des étendues latitudinales des espèces (Gaston et al., 1998). La méthode de Stevens (1989) compare, pour différentes bandes latitudinales de 5°, la moyenne des étendues latitudinales de toutes les espèces présentes au sein de ces bandes. Cette méthode est cependant jugée relativement inadaptée car (1) la distribution des étendues de répartition des espèces est fortement biaisée vers la droite au sein d'une même bande latitudinale (Roy et al., 1994); et (2) les moyennes des étendues latitudinales des espèces par bande latitudinale ne sont pas statistiquement indépendantes car des bandes latitudinales proches partagent nécessairement une certaine proportion des mêmes espèces (Rohde et al., 1993; Letcher & Harvey, 1994).

La « méthode des points médians » de Rohde et al. (1993) évite ces problèmes en traitant les espèces comme des données ponctuelles et en analysant la distribution de leurs étendues latitudinales en fonction du point latitudinal médian de ces étendues de répartition. C'est donc celle-ci que nous choisissons d'adopter ici pour tester la règle de Rapoport. Deux problèmes subsistent néanmoins avec cette méthode : (1) les étendues latitudinales des espèces peuvent être phylogénétiquement autocorrelées (Letcher & Harvey, 1994; Blackburn & Gaston, 1996; Gaston & Blackburn, 1996; Pagel, 2000); et (2) des effets de bord peuvent biaiser les analyses s'il existe des barrières biogéographiques totalement imperméables aux espèces au Nord et au Sud de l'aire étudiée (Colwell & Hurtt, 1994). L'utilisation de la fonction *compar.gee* (Paradis & Claude, 2002; voir partie 4.3 *Range size and species duration* pour les détails méthodologiques) du package R *ape* (Paradis et al., 2004) permet d'intégrer les distances phylogénétiques inter-espèces à un modèle linéaire généralisé et ainsi d'éviter le problème d'autocorrélation phylogénétique des étendues de répartition.

La corrélation entre les étendues latitudinales et leurs points médians est estimée grâce à cette fonction pour toutes les espèces de la base de donnée (n = 214), pour les espèces exclusivement MED (n = 111), et pour les espèces exclusivement NWE (n = 51). Elle est également testée pour ces mêmes groupes d'espèces mais en ne conservant que celles présentant au minimum deux occurrences et donc une étendue latitudinale supérieure à 0° ( $n_{\text{Tethys}} = 147$ ;  $n_{\text{MED}} = 66$ ;  $n_{\text{NWE}} = 29$ ). Les étendues latitudinales sont calculées à l'échelle du Carixien et les distances phylogénétiques inter-espèces correspondent au nombre de nœuds séparant chaque paire d'espèces au sein de la phylogénie.

#### 2.3. Résultats & discussion

Les résultats montrent qu'indépendamment des relations phylogénétiques, seules les espèces NWE montrent une tendance à l'augmentation de leurs étendues latitudinales en fonction de la latitude et suivent ainsi la règle de Rapoport. Ceci reste vrai en intégrant ou non les espèces présentant seulement une occurrence ( $p_{\beta 0}$  et  $p_{\beta 1} < 0.05$ ; Fig. 4.6E-F). Les espèces MED se dispersent en moyenne sur de plus grandes étendues latitudinales que les espèces NWE (16.8° contre 7.9° pour les espèces NWE ; et 28.5° contre 13.8° lorsqu'on ne considère que les espèces à deux occurrences minimum). La distribution sub-gaussienne des étendues latitudinales des espèces MED en fonction de la latitude ne correspond pas à la règle de Rapoport (Fig. 4.6C-D). Cette distribution semble plutôt résulter d'effets de bords, les étendues latitudinales les plus petites étant situées aux limites Nord et Sud de la province, les plus grandes étant situées au centre de la province (i.e. leur point médian se trouvant à peu près à égale distance des limites nord et sud). La relation entre étendues latitudinales et point latitudinal médian devient significative lorsqu'on supprime les espèces à une seule occurrence ( $p_{\beta 0}$  et  $p_{\beta 1} < 0.05$ ; Fig. 4.6D), mais elle est alors négative et donc inverse à ce attendu selon la règle de Rapoport. Des effets de bord sont également visibles dans la distribution des étendues latitudinales de l'ensemble des espèces de la base de données (i.e. Téthys ; Fig. 4.6A-B), ce qui ne correspond donc pas non plus à la règle de Rapoport.



**Figure 4.6.** Corrélation entre l'étendue latitudinale des espèces et le point médian de cette étendue (« Règle de Rapoport »; Stevens, 1989) pour l'ensemble de la Téthys (A-B) et pour les provinces MED (C-D) et NWE (E-F). La représentation graphique de cette relation correspond à une régression linéaire, ce qui permet d'obtenir un coefficient de détermination que ne donne pas la fonction *compar.gee* (Paradis & Claude, 2002). Les résultats significatifs apparaissent en noir et les résultats non significatifs en gris. Abréviations : *n*, nombre d'espèces ; sp, espèce(s) ; *lm*, modèle linéaire ; *GEE*, Generalized Estimating Equations ;  $\beta_0$  et  $\beta_1$ , coefficients du modèle GEE (voir détails dans la partie 4.3. *Range size and species duration*).
D'après Gaston & Chown (1999b) et Gaston (2003), la distribution des étendues latitudinales des espèces pourrait être expliquée en modifiant légèrement l'hypothèse de la variabilité climatique de Stevens (1989). Pour ces auteurs, la variabilité climatique est certes un facteur important, mais la température annuelle moyenne l'est également. Les températures annuelles moyennes augmentent des pôles vers les basses latitudes jusqu'à environ 25°N et S, après quoi elles se stabilisent (Terborgh, 1973; Gaston & Chown, 1999b, fig. 1), de même que la variabilité annuelle de températures. Les conditions environnementales sont donc relativement stables entre les tropiques, c'est à dire sur une très grande étendue latitudinale. La dispersion des espèces entre 25°N et 25°S serait donc essentiellement limitée par la taille du milieu de vie disponible (surfaces océaniques ou continentales). Les espèces « tropicales » devraient donc être capables d'occuper des étendues latitudinales plus grandes que les espèces des plus hautes latitudes si la configuration géographique fait que les plus grands milieux de vie se situent au niveau des tropiques (Gaston & Chown, 1999). En d'autres termes, bien que les espèces des basses latitudes ne possèdent pas un grand potentiel de dispersion lié à leur capacité à supporter de grandes variations climatiques et environnementales, elles peuvent néanmoins se disperser sur de très grandes distances car elles sont adaptées à la gamme de températures et d'environnements les plus communs sur Terre (Jablonski et al., 2013). On s'attendrait donc à observer de grandes étendues latitudinales au niveau des basses latitudes, ou du moins une rupture dans la tendance des étendues des espèces à diminuer des hautes vers les basses latitudes. De nombreuses espèces tropicales montrent de très grandes étendues de répartition (e.g. oiseaux, mammifères et reptiles néotropicaux, Terborgh, 1973 ; guêpes américaines, Richards, 1978; insectes, Gaston, 1991b; hyménoptères du Costa Rica, Gaston & Gauld, 1993; Gaston, 1996; bivalves marins, Jablonski et al., 2013) et certaines espèces montrent même le patron de distribution attendu selon l'hypothèse de Gaston & Chown (1999) (e.g. poissons téléostéens, Rohde et al., 1993; mollusques du Pacifique Est; Roy et al., 1994).

L'influence de la variabilité climatique en milieu marin est (1) essentiellement limitée à l'océan de surface (i.e. couche supérieure à la thermocline), (2) de moindre amplitude qu'en milieu terrestre, et (3) plus importante aux latitudes intermédiaires correspondant aux zones tempérées (~35-60°) qu'aux latitudes élevées, contrairement au milieu terrestre (Clarke, 2009). Malgré cela, nos résultats correspondent en grande partie à l'hypothèse proposée par Gaston & Chown (1999) et Gaston (2003). Les espèces situées entre ~43°N et 55°N (province NWE) suivent la règle de Rapoport, et celles situées à de plus basses latitudes (province MED) se dispersent globalement sur de plus grandes distances sans suivre cette « règle ». Le gradient latitudinal de températures étant supposé être moindre au Jurassique qu'à l'heure actuelle mais néanmoins présent (e.g. Rosales et al., 2004b; van de Schootbrugge et al., 2005; Brigaud et al., 2008; Dera et al., 2009b; Suan et al., 2010; Dera et al., 2011a), il n'est pas surprenant que la « rupture » attendue selon le motif de distribution de Rapoport

modifié par Gaston & Chown (1999) soit décalée vers le Nord. La province NWE serait donc caractérisée par un gradient latitudinal de températures et des variations saisonnières marquées jouant un rôle dans l'étendue de répartition latitudinale des espèces, et la province MED correspondrait à un milieu de vie beaucoup plus stable et homogène et terme de variations de températures.

Si les différences de stabilité environnementale au Pliensbachien ont été en partie documentées pour ces deux provinces grâce à des données sédimentaires, géochimiques et paléontologiques (Hallam, 1972; Smith & Tipper, 1986; Dommergues & El Hariri, 2002; Wignall et al., 2005; Arias, 2007; Dommergues et al., 2009; Dera et al., 2009a, 2009b, 2011b), les paléotempératures marines ont été essentiellement estimées pour la province NWE (Saelen et al., 1996; Rosales et al., 2001, 2004a, 2004b; van de Schootbrugge et al., 2005; Arias, 2007; Dera et al., 2009b, 2011a). Cependant, la majorité des travaux a porté non pas sur notre intervalle d'étude mais sur la transition Pliensbachien/Toarcien et sur le TOAE (Toarcian Oceanic Anoxic Event; Saelen et al., 1996; McArthur et al., 2000; Suan et al., 2010; Dera & Donnadieu, 2012; Danise et al., 2013, 2015). Les données  $\delta^{18}$ O de Rosales et al. (2004a) et Dera et al. (2011a) ne permettent pas d'établir la présence d'un gradient latitudinal de températures pour la province NWE au Carixien, mais ces données isotopiques peuvent être biaisées par de nombreux facteurs (e.g. Saelen et al., 1996; Rosales et al., 2004a; Dera et Donnadieu, 2012). La présence d'ouvertures vers les eaux boréales froides au Nord via le corridor viking (e.g. Westermann, 1993; Arias, 2006; Dera et al., 2009b, 2015), et les eaux chaudes de la Téthys et de l'océan Panthalassa au Sud, respectivement via les provinces austro-alpine et pontique (Dommergues & Meister, 1991; Dera et al., 2009b; Dommergues et al., 2009) et le corridor hispanique (Hallam, 1983; Aberhan, 2001, 2002; Dera et al., 2009b, 2014); ainsi que la position latitudinale de cette province, laissent néanmoins supposer la présence d'un gradient latitudinal de températures. La faible profondeur de la mer épicontinentale et la proximité de terres émergées (Fig. 1.4) rendent également cette province beaucoup plus sensible aux changements climatiques saisonniers (Arias, 2007).

La province MED, de par sa position plus tropicale (Fig. 1.4), la profondeur de ses bassins et son ouverture à l'Est sur l'océan Téthys et à l'Ouest sur l'océan Panthalassa (impliquant probablement un important mélange des masses d'eau), devait être beaucoup moins sujette aux variations saisonnières de températures et donc beaucoup plus stable et homogène en terme de climats et d'environnements (Hallam, 1972; Smith & Tipper, 1986; Dommergues et al., 2009; Dera et al., 2011b). C'est probablement cette stabilité et cette homogénéité climatique et environnementale qui a permis aux espèces MED de se disperser sur des étendues latitudinales bien plus importantes que les espèces NWE, et qui est à l'origine de l'absence d'augmentation de ces étendues de répartition en fonction de la latitude (i.e. règle de Rapoport) dans la province MED (Fig. 4.6C-D). Ces résultats nous indiquent donc une forte corrélation entre la température de l'eau et la dispersion des ammonites

au Carixien, comme proposé par Brayard et al. (2004, 2006, 2007) pour les ammonoïdes du Trias inférieur.

Le fait que la tolérance thermique soit un trait phylogénétiquement conservé au niveau spécifique ne fait pas consensus et deux hypothèses s'affrontent concernant l'évolution des paramètres physiologiques contrôlant cette tolérance. L'hypothèse d'inertie phylogénétique suggère que les caractéristiques thermiques des organismes sont conservées au cours de l'évolution et montrent ainsi peu de variations entre des taxons proches (e.g. Scholander et al., 1950; Hertz et al., 1983). A l'inverse, l'hypothèse d'adaptation physiologique postule que les caractéristiques thermiques sont plastiques en terme d'évolution et peuvent être modifiées selon les conditions environnementales locales via la pression de sélection (Hamilton, 1973; Huey, 1982; Huey & Kingsolver, 1989; Labra et al., 2009; Angilletta et al., 2010). Ces hypothèses ne pouvant être directement testées sur des taxons fossiles, une solution alternative est de tester la corrélation entre un trait lié à la tolérance thermique (ici la taille de l'étendue latitudinale en dehors des zones intertropicales, i.e. province NWE) et la distance phylogénétique inter-espèces. Estimée grâce au I de Moran (Moran, 1950; Gittleman & Kot, 1990) pour les espèces NWE présentant au moins deux occurrences (n = 29), cette corrélation s'avère positive et significative à l'échelle du Carixien (I = 0.027, p < 0.05; Table 4.2), ce qui indiquerait un conservatisme phylogénétique de la tolérance thermique. En revanche, la corrélation entre distance phylogénétique inter-espèces et position des points latitudinaux médians des espèces NWE est non significative (I < 0; p > 0.05), ce qui va à l'encontre du conservatisme de la tolérance thermique et donc de l'hypothèse d'inertie phylogénétique. Ces résultats à priori contradictoires proviennent peut être du fait que la relation entre proximité phylogénétique et point latitudinal médian des espèces existe mais n'est, dans ce cas précis, pas linéaire.

Pour les espèces de la province MED présentant au moins deux occurrences (n = 66), on observe non seulement une corrélation positive entre étendue latitudinale et distance phylogénétique (I = 0.012, p < 0.05; Table 4.2), mais également entre distance phylogénétique et position du point latitudinal médian (I = 0.002, p < 0.05). Ceci nous indique qu'une relation linéaire lie ces trois paramètres deux à deux dans le cas des espèces de la province MED.

#### 2.4. Conclusion

La distribution des étendues latitudinales des ammonites suit la règle de Rapoport pour les hautes latitudes (province NWE), tandis qu'aux basses latitudes (province MED), la distribution des étendues latitudinales des espèces est sub-gaussienne. Ceci correspond au patron de distribution attendu d'après l'hypothèse de la variabilité climatique telle que modifiée par Gaston & Chown (1999). Aux basses latitudes de l'hémisphère Nord (i.e. <25°N pour le gradient de températures actuel, <40°N pour le gradient supposé au Carixien d'après nos résultats), malgré la potentielle étroitesse de leur gamme de tolérance de températures, les espèces se dispersent sur de très grandes distances car la température (et donc l'environnement) est stable sur des superficies extrêmement importantes. Au-delà d'une certaine latitude (i.e. 25°N pour le gradient de températures actuel, ~40°N pour le gradient supposé au Carixien d'après nos résultats), l'étendue latitudinale des espèces tend à augmenter avec la latitude en même temps que les variations de température saisonnières augmentent en amplitude. Ceci résulte du fait que plus une espèce est capable de tolérer une gamme importante de températures, plus elle a la capacité d'occuper une grande étendue latitudinale. Dans les deux cas, la dispersion latitudinale des espèces est liée à leur tolérance thermique, mais les températures n'augmentant pas de manière linéaire des pôles à l'équateur, la distribution des étendues latitudinales des espèces ne se résume pas à une simple augmentation de l'étendue latitudinale en allant vers les hautes latitudes. Au contraire, les plus grandes étendues latitudinales des espèces se situent aux basses latitudes de la province MED.

A l'heure actuelle, les données géochimiques utilisées comme estimateurs des températures de surface de l'eau de mer ne permettent pas de confirmer la présence d'un gradient latitudinal de températures dans la province NWE au Carixien et n'existent tout simplement pas pour la province MED. Cependant, nous pouvons émettre l'hypothèse que les ammonites étaient des organismes température-dépendants (ce qui a également été proposé pour les ammonoïdes du Trias inférieur, Brayard et al., 2004, 2006, 2007) et que, de ce fait, l'effet de Rapoport mis en évidence dans cette étude serait dû à des différences de tolérance thermique propres aux espèces. Ce motif biologique suggère donc qu'un gradient latitudinal de températures devait exister au Carixien, au moins pour la province NWE. Pour pouvoir confirmer cette hypothèse, de nouvelles analyses géochimiques seraient nécessaires, idéalement le long d'un transect latitudinal allant du Sud de la province MED au Nord de la province NWE.

#### V. Conclusion

L'étendue de répartition géographique des espèces constitue un caractère écologique et évolutif fondamental, défini par une interaction complexe entre des facteurs biologiques et environnementaux dont les capacités de dispersion intrinsèques des espèces, leur tolérance écologique, les caractéristiques environnementales, et les barrières physiques à la dispersion. L'étude des aires d'occurrence et des étendues latitudinales des ammonites du Carixien de la Téthys de l'Ouest nous a permis de montrer que :

- L'étendue de distribution géographique des espèces est phylogénétiquement héritable lorsque leur environnement est spatio-temporellement stable ;
- (2) L'héritabilité des étendues de distribution des espèces varie selon l'estimateur considéré (e.g. aire d'occurrence ou étendue latitudinale), l'intervalle de temps considéré (e.g. sous-étage ou chronozone) et entre des espèces d'un même groupe contemporaines les unes des autres (e.g. ammonites NWE et MED). Dans le cas des ammonites carixiennes, (*i*) l'étendue latitudinale est plus fréquemment phylogénétiquement conservée que l'aire d'occurrence, (*ii*) la valeur du *I* de Moran à l'échelle du sous-étage (mesurant l'autocorrélation phylogénétique) ne correspond pas à la somme des valeurs obtenues à l'échelle de la chronozone, et (*iii*) l'étendue de distribution est plus fréquemment phylogénétiquement conservée chez les espèces MED que chez les espèces NWE. L'étendue de distribution des espèces n'est donc pas une caractéristique fixée temporellement et propre à un clade ;
- (3) La durée de vie des espèces d'ammonites n'est pas liée à leur étendue de distribution malgré la faible dynamique d'extinction/apparition prévalant pendant le Carixien ;
- (4) L'étendue latitudinale des espèces est maximale aux basses latitudes (province MED) et augmente des moyennes vers les hautes latitudes (province NWE), ce qui signifie que la présence des ammonites à une latitude donnée, et donc leur étendue latitudinale, dépend de leur tolérance thermique ;
- (5) Les provinces NWE et MED présentaient vraisemblablement d'importantes différences en terme de stabilité environnementale et de températures des eaux de surface, tant spatialement (province MED probablement plus homogène) que temporellement (variations saisonnières plus marquées dans la province NWE);
- (6) Un gradient latitudinal de températures des eaux de surface existait sans doute pendant cet intervalle dans la province NWE, mais cette hypothèse nécessiterait d'être confirmée par de nouvelles études géochimiques.

## **CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES**

## **CONCLUSION ET PERSPECTIVES**

La thématique centrale de cette thèse consistait à analyser les dynamiques spatiales et temporelles de distribution de la biodiversité des ammonites carixiennes de la Téthys de l'Ouest dans un contexte de provincialisme faunique très fort, et à déterminer leurs liens avec des facteurs intrinsèques (e.g. phylogénie, morphologie, durée de vie) et extrinsèques aux espèces (e.g. caractéristiques climatiques et environnementales). Pour cela, deux principales problématiques ont été abordées :

- (1) Comment la similarité compositionnelle des assemblages d'ammonites décroît-elle avec la distance géographique ?
- (2) Quel est le lien entre la taille des étendues de répartition géographique des ammonites et (*i*) leur phylogénie, (*ii*) leur durée de vie, (*iii*) leur position latitudinale ?

Pour répondre à ces problématiques, d'une part les dynamiques de dispersion des ammonites ont été étudiées via une analyse multi-échelle des relations de Similarity Distance Decay ; et d'autre part, les liens unissant la taille de l'aire de répartition des espèces, leur phylogénie, leur durée de vie et leur position paléogéographique ont été déterminés. Les principaux résultats obtenus au terme de ce travail sont synthétisés ci-dessous, après quoi de nouvelles perspectives de recherche sont présentées.

#### 1) Relations de Similarity Distance Decay chez les ammonites carixiennes

Un examen de la littérature permet de constater que le succès de la relation de SDD dans les études biogéographiques provient essentiellement de son apparente facilité d'utilisation, de son large champ d'application et de son fort potentiel explicatif. Cependant, des facteurs tels que la taille de grain et l'échelle spatiale peuvent modifier les taux de SDD et remettent ainsi en question la validité des interprétations (macro)écologiques des motifs de SDD observés. Notre approche multi-échelle a confirmé cette tendance et nous a également permis de montrer qu'un autre facteur important, le niveau phylogénétique, était susceptible d'influencer les motifs et les taux de SDD de manière imprévisible. En conséquence, les conclusions issues d'analyses à une échelle spatiale, d'échantillonnage et à un niveau phylogénétique donnés ne peuvent être extrapolées à d'autres échelles. L'adoption d'une approche multi-échelle dans le cadre de la SDD est donc nécessaire afin de pouvoir distinguer ce qui correspond à un réel signal macroécologique et ce qui relève d'un choix, *a priori*, des échelles d'étude. De plus, le fort provincialisme des ammonites carixiennes nous a permis de montrer que les analyses de SDD ne constituaient pas un moyen fiable de détecter une structuration biogéographique, et que cette méthode ne pouvait être utilisée lorsque le contexte

biogéographique était mal contraint, appelant ainsi à l'application de méthodes d'ordination avant toute analyse de SDD.

Une fois les effets d'échelle identifiés dans le cadre de notre étude, les analyses de SDD nous ont permis de montrer que :

- (1) Plus l'environnement est homogène, plus les espèces d'ammonites se dispersent librement (différence marquée de taux et de patterns de SDD entre les provinces NWE et MED). Couplé à l'absence de corrélation entre morphologie/taille de la coquille et taux de SDD, cet élément renforce l'hypothèse que la dispersion des ammonites sur de grandes distances avait essentiellement lieu via une dérive planctonique passive au cours des premiers stades juvéniles.
- (2) Le provincialisme des ammonites carixiennes, connu au niveau spécifique, est toujours présent au niveau plus profond du clade. Cependant, la relation de SDD ne détecte ce provincialisme qu'au niveau de l'espèce. Ceci appelle à la prudence lorsque les analyses de SDD ne portent que sur un seul niveau phylogénétique.

*Perspectives* : Notre approche critique de la relation de SDD sur des données empiriques nous a permis d'en révéler certaines limites. Cependant, seule une modélisation numérique sur des données simulées s'employant à montrer, de la manière la plus exhaustive possible, la stabilité du signal de SDD face à des changements d'échelle, d'indice de similarité, de modèle statistique, et de type de structuration faunique, permettrait de poser un cadre théorique rigoureux pour cette méthode et d'en exploiter ainsi tout le potentiel sans risque d'interprétation erronée. Pour l'heure, même si la SDD peut s'avérer utile pour caractériser le renouvellement taxinomique contrôlé par la distance géographique, elle ne devrait plus être utilisée, comme cela a souvent été le cas, comme indicateur direct des capacités de dispersion des espèces et de l'hétérogénéité environnementale de leur milieu de vie.

# 2) Existe-t-il un lien entre la taille des étendues de répartition géographique des ammonites et (*i*) leur phylogénie, (*ii*) leur durée de vie, et (*iii*) leur position latitudinale ?

L'étude de la taille des aires d'occurrence et des étendues latitudinales des ammonites carixiennes nous a permis de montrer que :

(1) Cette propriété macroécologique des espèces n'est pas une caractéristique fixée et propre à un clade car son héritabilité phylogénétique dépend de la stabilité spatio-temporelle de

l'environnement et varie selon (*i*) l'estimateur considéré (e.g. aire ou étendue latitudinale), (*ii*) l'intervalle de temps considéré (e.g. sous-étage ou chronozone), et (*iii*) entre des espèces d'un même groupe contemporaines les unes des autres (e.g. espèces MED vs. NWE) ;

- (2) La durée de vie des espèces d'ammonites carixiennes n'est pas liée à la taille de leur étendue de répartition malgré le fait que notre intervalle d'étude ne corresponde pas à un épisode d'extinction de masse. Cette absence de corrélation semble en fait prévaloir chez les ammonoïdes puisque ce groupe est notamment connu pour présenter de très grandes aires de répartition associées à des courtes durées de vie (d'où leur intérêt en biostratigraphie);
- (3) L'étendue latitudinale des espèces est maximale aux basses latitudes et augmente des moyennes vers les hautes latitudes, correspondant à la « règle de Rapoport ». Ceci suggère que ces organismes étaient vraisemblablement température-dépendants et qu'un gradient de température des eaux de surface existait au Carixien dans la province NWE, ce qui n'a jamais été mis en évidence par des analyses géochimiques.

Perspectives : Trois principales perspectives sont envisagées dans le cadre de cette étude des aires et étendues latitudinales de distribution des ammonites. La première serait l'établissement d'une meilleure documentation des variations spatiales des températures de surface des eaux au Carixien dans la Téthys de l'Ouest, via l'acquisition de nouvelles données isotopiques ( $\delta^{18}$ O) des bassins NWE et MED, qui permettrait de déterminer l'intensité du gradient de températures en place pendant cet intervalle. Ceci permettrait en outre d'étayer l'hypothèse que les ammonoïdes étaient des organismes température-dépendants, comme proposé par Brayard et al. (2004, 2006, 2007) pour des taxons du Trias. Par ailleurs, un effet de Rapoport avant été révélé pour le Carixien, il serait intéressant de tester cet effet à une échelle temporelle inférieure (e.g. chronozone) afin d'estimer la stabilité de ce motif de distribution au cours du temps. En outre, cette distribution biogéographique résultant d'une interaction entre la tolérance thermique des organismes et un gradient latitudinal de températures et d'intensité des variations climatiques saisonnières (hypothèse de la variabilité climatique), son étude à une résolution temporelle plus fine permettrait d'estimer l'intensité de la variation de ces paramètres au cours du Carixien. Enfin, la perspective essentielle se dégageant de ces travaux réside dans l'explication de l'absence de corrélation entre la durée de vie et l'étendue de répartition des ammonites. Est-elle liée à l'insuffisance des flux géniques entre les populations d'une même espèce, laissant envisager des capacités de dispersion active relativement faibles aux stades adultes ? Est-elle due à des taux d'évolution très élevés entrainant sans cesse l'apparition de nouvelles espèces-filles venant concurrencer les espèces-mères ?

Certains aspects de la distribution paléogéographique des ammonites carixiennes restent également encore à explorer. A titre d'exemple, l'évolution de l'endémisme des faunes a été étudiée de manière qualitative (Dommergues & Mouterde, 1987; Dommergues & El Hariri, 2002) mais l'utilisation de Profils de Rapports d'Occurrence (ORP : Occurrence Ratio Profile ; estimateur du degré d'endémicité d'un groupe de taxons pour un intervalle donné ; Brayard et al., 2006) permettrait de caractériser la structure spatiale des occurrences des espèces et son évolution au cours du Carixien. La comparaison de ces ORP avec les diagrammes de distribution des aires d'occurrence des ammonites, initiée au cours de cette thèse, permettrait également d'estimer si le nombre d'occurrences des espèces constitue dans ce cas un bon estimateur de leur dispersion géographique. Par ailleurs, les travaux d'Hardy et al. (2012), de Dommergues & El Hariri (2002) et de Dera et al. (2010) avant montré que les extinctions des ammonites carixiennes étaient phylogénétiquement groupées, que l'endémisme touchait des taxons phylogénétiquement indépendants, et qu'une diminution du taux d'endémisme était enregistrée pendant la zone à Davoei, il serait intéressant d'étudier l'évolution de la beta- et de la phylo-beta diversité (respectivement, mesure du renouvellement compositionnel et du renouvellement phylogénétique dans l'espace) au cours du temps, un projet également initié au cours de cette thèse.

# **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

### **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

- Abellán P. & Ribera I. (2011) Geographic location and phylogeny are the main determinants of the size of the geographical range in aquatic beetles. *BMC evolutionary biology*, **11**, 1.
- Aberhan M. (2001) Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **165**, 375–394.
- Aberhan M. (2002) Opening of the Hispanic Corridor and Early Jurassic bivalve biodiversity. *Geological Society, London, Special Publications*, **194**, 127–139.
- Addo-Bediako A., Chown S.L., & Gaston K.J. (2000) Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **267**, 739–745.
- Ager D.V. (1967) Some Mesozoic brachiopods in the Tethys region. *Aspects of Tethyan Biogeography* pp. 135–151. London: The Systematics Association,
- Ager D.V. (1973) Mesozoic brachiopoda. Atlas of Palaeobiogeography pp. 431-436. Elsevier Amsterdam,
- Allen T.F.H. & Hoekstra T.W. (1991) Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. *Ecological Heterogeneity* (ed. by J. Kolasa and S.T.A. Pickett), pp. 47–68. Springer New York,
- Alroy J. (2008) Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 11536–11542.
- Alroy J. (2015) A new twist on a very old binary similarity coefficient. Ecology, 96, 575–586.
- Angilletta M.J., Cooper B.S., Schuler M.S., & Boyles J.G. (2010) The evolution of thermal physiology in endotherms. *Front Biosci E*, **2**, 861–881.
- Arias C. (2006) Northern and Southern Hemispheres ostracod palaeobiogeography during the Early Jurassic: Possible migration routes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 233, 63–95.
- Arias C. (2007) Pliensbachian–Toarcian ostracod biogeography in NW Europe: evidence for water mass structure evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 251, 398– 421.
- Arias C. & Whatley R. (2005) Palaeozoogeography of Western European Lower Jurassic (Pliensbachian and Toarcian) Ostracoda. *Geobios*, **38**, 697–724.
- Astorga A., Oksanen J., Luoto M., Soininen J., Virtanen R., & Muotka T. (2012) Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography*, 21, 365–375.
- Aze T., Ezard T.H.G., Purvis A., Coxall H.K., Stewart D.R.M., Wade B.S., & Pearson P.N. (2013) Identifying anagenesis and cladogenesis in the fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, E2946–E2946.

- Bahram M., Kõljalg U., Courty P.-E., Diédhiou A.G., Kjøller R., Põlme S., Ryberg M., Veldre V., & Tedersoo L. (2013) The distance decay of similarity in communities of ectomycorrhizal fungi in different ecosystems and scales. *Journal of Ecology*, **101**, 1335–1344.
- Bailey T.R., Rosenthal Y., McArthur J.M., van de Schootbrugge B., & Thirlwall M.F. (2003) Paleoceanographic changes of the Late Pliensbachian–Early Toarcian interval: a possible link to the genesis of an Oceanic Anoxic Event. *Earth and Planetary Science Letters*, **212**, 307– 320.
- Bardin J., Rouget I., & Cecca F. (2014) Cladistics in ammonoids: back to the future. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **274**, 239–253.
- Barnosky A.D., Brown J.H., Daily G.C., Dirzo R., Ehrlich A.H., Ehrlich P.R., Eronen J.T., Fortelius M., Hadly E.A., Leopold E.B., Mooney H.A., Myers J.P., Naylor R.L., Palumbi S., Stenseth N.C., & Wake M.H. (2014) Introducing the Scientific Consensus on maintaining humanity's life support systems in the 21st century: information for policy makers. *The Anthropocene Review*.
- Barnosky A.D. & Carrasco M.A. (2002) Effects of Oligo-Miocene global climate changes on mammalian species richness in the northwestern quarter of the USA. *Evolutionary Ecology Research*, **4**, 811–841.
- Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O.U., Swartz B., Quental T.B., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B., & Ferrer E.A. (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, **471**, 51–57.
- Barrier E., Vrielynck B., Bergerat F., Brunet M.-F., Mosar J., Poisson A., & Sosson M. (2008) Palaeotectonic maps of the Middle East : Tectono-Sedimentary-Palinspastic maps from Late Norian to Pliocene.
- Barton P.S., Cunningham S.A., Manning A.D., Gibb H., Lindenmayer D.B., & Didham R.K. (2013) The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 639–647.
- Baselga A. (2007) Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Soininen et al. 2007: Andrés Baselga. *Ecography*, **30**, 838–841.
- Baselga A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity: Partitioning beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134–143.
- Baselga A. (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness: Species replacement and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 1223–1232.
- Baselga A., Jiménez-Valverde A., & Niccolini G. (2007) A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters*, **3**, 642–645.
- Baselga A. & Orme C.D.L. (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 808–812.
- Bassoullet J.-P., Poisson A., Elmi S., Cecca F., Bellion Y., Guiraud M., Le Nindre Y.-M., & Manivit J. (1993) Middle Toarcian. *Atlas Tethys : Paleogenvironmentalmaps* pp. 307. Gauthier-Villars, Paris.
- Bate R.H. (1977) Jurassic Ostracoda of the Atlantic Basin. *Developments in Palaeontology and Stratigraphy* (ed. by F.M. Swain), pp. 231–244. Elsevier,

- Belanger C.L., Jablonski D., Roy K., Berke S.K., Krug A.Z., & Valentine J.W. (2012) Global environmental predictors of benthic marine biogeographic structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 14046–14051.
- Benton M. (1995) Diversification and extinction in the history of life. Science, 268, 52–58.
- Bergmann C. (1847) Über die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. Göttinger Studien.
- Bernardo J., Ossola R.J., Spotila J., & Crandall K.A. (2007) Interspecies physiological variation as a tool for cross-species assessments of global warming-induced endangerment: validation of an intrinsic determinant of macroecological and phylogeographic structure. *Biology Letters*, 3, 695–699.
- Bilotta M. (2010) Aequiloboidea: A new Early Jurassic ammonite superfamily of the Mediterranean Tethys. *Geobios*, **43**, 581–604.
- Bjerrum C.J., Surlyk F., Callomon J.H., & Slingerland R.L. (2001) Numerical paleoceanographic study of the Early Jurassic Transcontinental Laurasian Seaway. *Paleoceanography*, **16**, 390–404.
- Blackburn T.M. & Gaston K.J. (1996) Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the New World. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **351**, 897–912.
- Blackburn T.M. & Gaston K.J. (1998) Some methodological issues in macroecology. *The American Naturalist*, **151**, 68–83.
- Blackburn T.M. & Gaston K.J. (2002) Macroecology is distinct from biogeography. *Nature*, **418**, 723–723.
- Blackburn T.M. & Gaston K.J. (2003) *Macroecology: concepts and consequences*. Cambridge University Press.
- Blackburn T.M. & Gaston K.J. (2006) There's more to macroecology than meets the eye. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 537–540.
- Blackburn T.M., Jones K.E., Cassey P., & Losin N. (2004) The influence of spatial resolution on macroecological patterns of range size variation: a case study using parrots (Aves: Psittaciformes) of the world: range size resolution in parrots. *Journal of Biogeography*, **31**, 285–293.
- Blackburn T.M., Lawton J.H., & Perry J.N. (1992) A method of estimating the slope of upper bounds of plots of body size and abundance in natural animal assemblages. *Oikos*, **65**, 107.
- Böhning-Gaese K., Caprano T., Ewijk K. van, Veith M., Chown A.E.S.L., & Losos E.J.B. (2006) Range size: disentangling current traits and phylogenetic and biogeographic factors. *The American Naturalist*, **167**, 555–567.
- Borregaard M.K., Gotelli N.J., & Rahbek C. (2012) Are range-size distributions consistent with species-level heritability? *Evolution*, **66**, 2216–2226.
- Brattstrom B.H. (1968) Thermal acclimation in Anuran amphibians as a function of latitude and altitude. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **24**, 93–111.

- Brayard A. (2006) Smithian (Early Triassic) ammonoids from Northwestern Guangxi (South China) and biogeographic modelling of the ammonoid recovery after the Permian-Triassic mass extinction. PhD thesis, Universität Zürich, Université Claude Bernard Lyon 1, Zürich.
- Brayard A., Bucher H., Escarguel G., Fluteau F., Bourquin S., & Galfetti T. (2006) The Early Triassic ammonoid recovery: Paleoclimatic significance of diversity gradients. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, **239**, 374–395.
- Brayard A. & Escarguel G. (2013) Untangling phylogenetic, geometric and ornamental imprints on Early Triassic ammonoid biogeography: a similarity-distance decay study. *Lethaia*, **46**, 19–33.
- Brayard A., Escarguel G., & Bucher H. (2005) Latitudinal gradient of taxonomic richness: combined outcome of temperature and geographic mid-domains effects? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 43, 178–188.
- Brayard A., Escarguel G., & Bucher H. (2007) The biogeography of Early Triassic ammonoid faunas: Clusters, gradients, and networks. *Geobios*, **40**, 749–765.
- Brayard A., Escarguel G., Bucher H., Monnet C., Brühwiler T., Goudemand N., Galfetti T., & Guex J. (2009) Good genes and good luck: ammonoid diversity and the end-Permian mass extinction. *Science*, **325**, 1118–1121.
- Brayard A., Héran M.-A., Costeur L., & Escarguel G. (2004) Triassic and Cenozoic palaeobiogeography: two case studies in quantitative modelling using IDL. *Palaeontologia Electronica*, **7**, 22.
- Brayard A., Meier M., Escarguel G., Fara E., Nützel A., Olivier N., Bylund K.G., Jenks J.F., Stephen D.A., Hautmann M., Vennin E., & Bucher H. (2015) Early Triassic Gulliver gastropods: Spatio-temporal distribution and significance for biotic recovery after the end-Permian mass extinction. *Earth-Science Reviews*, 146, 31–64.
- Brazier J.-M., Suan G., Tacail T., Simon L., Martin J.E., Mattioli E., & Balter V. (2015) Calcium isotope evidence for dramatic increase of continental weathering during the Toarcian oceanic anoxic event (Early Jurassic). *Earth and Planetary Science Letters*, **411**, 164–176.
- Brigaud B., Pucéat E., Pellenard P., Vincent B., & Joachimski M.M. (2008) Climatic fluctuations and seasonality during the Late Jurassic (Oxfordian–Early Kimmeridgian) inferred from δ18O of Paris Basin oyster shells. *Earth and Planetary Science Letters*, **273**, 58–67.
- Bronn H.G. (1845) Handbuch einer Geschichte der Natur. E. Schweizerbart, Stuttgart.
- Bronn H.G. (1851) Lethaea geognostica, 3rd edition. Stuttgart.
- Brosse M., Brayard A., Fara E., & Neige P. (2012) Ammonoid recovery after the Permian–Triassic mass extinction: a re-exploration of morphological and phylogenetic diversity patterns. *Journal of the Geological Society*, **170**, 225–236.
- Brown J.H. (1995) Macroecology. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown J.H. & Lomolino M.V. (1998) Biogeography.
- Brown J.H. & Maurer B.A. (1989) Macroecology: The Division of Food and Space Among Species on Continents. *Science*, **243**, 1145–1150.

- Buckman S.S. (1887) *A monograph of the ammonites of the Inferior Oolite Series*. Palaeontographical Society, London.
- Calosi P., Bilton D.T., Spicer J.I., & Atfield A. (2007) Thermal tolerance and geographical range size in the Agabus brunneus group of European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Journal* of Biogeography, 35, 295–305.
- Calosi P., Bilton D.T., Spicer J.I., Votier S.C., & Atfield A. (2010) What determines a species' geographical range? Thermal biology and latitudinal range size relationships in European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Journal of Animal Ecology*, **79**, 194–204.
- Capinha C., Essl F., Seebens H., Moser D., & Pereira H.M. (2015) The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science*, **348**, 1248–1251.
- Cariou E., Contini D., Dommergues J.-L., Enay R., Geyssant J.R., Mangold C., & Thierry J. (1985) Biogéographie des Ammonites et évolution structurale de la Téthys au cours du Jurassique. *Bulletin de la Société géologique de France*, **1**, 679–697.
- Cariou E. & Hantzpergue P. (1997) *Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen:* zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. Elf Aquitaine, Pau, France, France.
- Carotenuto F., Barbera C., & Raia P. (2010) Occupancy, range size, and phylogeny in Eurasian Pliocene to Recent large mammals. *Paleobiology*, **36**, 399–414.
- Cecca F. & Macchioni F. (2004) The two Early Toarcian (Early Jurassic) extinction events in ammonoids. *Lethaia*, **37**, 35–56.
- Chamberlain J.A. & Moore W.A. (1982) Rupture strength and flow rate of Nautilus siphuncular tube. *Paleobiology*, **8**, 408–425.
- Chao A., Chazdon R.L., Colwell R.K., & Shen T.-J. (2005) A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data: A new statistical approach for assessing similarity. *Ecology Letters*, **8**, 148–159.
- Chase J.M. & Leibold M.A. (2002) Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature*, **416**, 427–430.
- Chessel D., Dufour A.B., & Thioulouse J. (2004) The ade4 package-I-One-table methods. *R news*, **4**, 5–10.
- Clarke A. (2009) Temperature and marine macroecology. *Marine Macroecology* University of Chicago Press,
- Cody M.L. & Diamond J.M. (1975) Ecology and evolution of communities. Harvard University Press,
- Collen B., Dulvy N.K., Gaston K.J., G\u00e4rdenfors U., Keith D.A., Punt A.E., Regan H.M., B\u00f6hm M., Hedges S., Seddon M., Butchart S.H.M., Hilton-Taylor C., Hoffmann M., Bachman S.P., & Akçakaya H.R. (2016) Clarifying misconceptions of extinction risk assessment with the IUCN Red List. *Biology Letters*, **12**, 20150843.
- Colwell R.K., Chao A., Gotelli N.J., Lin S.-Y., Mao C.X., Chazdon R.L., & Longino J.T. (2012) Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, **5**, 3–21.

- Colwell R.K. & Hurtt G.C. (1994) Nonbiological Gradients in Species Richness and a Spurious Rapoport Effect. *The American Naturalist*, **144**, 570–595.
- Colwell R.K. & Lees D.C. (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 70–76.
- Colwell R.K., Rahbek C., Gotelli N.J., & Associate Editor: Ted J. Case (2004) The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *The American Naturalist*, **163**, E1–E23.
- Condamine F.L., Rolland J., & Morlon H. (2013) Macroevolutionary perspectives to environmental change. *Ecology Letters*, **16**, 72–85.
- Condit R., Pitman N., Leigh E.G., Chave J., Terborgh J., Foster R.B., Núñez P., Aguilar S., Valencia R., Villa G., Muller-Landau H.C., Losos E., & Hubbell S.P. (2002) Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666–669.
- Cotgreave P. & Pagel M. (1997) Predicting and understanding rarity: the comparative approach. *The Biology of Rarity* (ed. by W.E. Kunin and K.J. Gaston), pp. 237–261. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Cox C.B., Moore P.D., Marquardt W.C., Demaree R.S., & Grieve R.B. (2005) *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach (6th edn).*
- Cressie N. (1993) Statistics for spatial data. John Wiley & Sons, New York.
- Damborenea S.E. (2002) Jurassic evolution of Southern Hemisphere marine palaeobiogeographic units based on benthonic bivalves. *Geobios*, **35**, 51–71.
- Danise S., Twitchett R.J., & Little C.T.S. (2015) Environmental controls on Jurassic marine ecosystems during global warming. *Geology*, **43**, 263–266.
- Danise S., Twitchett R.J., Little C.T.S., & Clémence M.-E. (2013) the impact of global warming and anoxia on marine benthic community dynamics: an example from the Toarcian (Early Jurassic). *PLoS ONE*, **8**, e56255.
- Davies T.J., Buckley L.B., Grenyer R., & Gittleman J.L. (2011) The influence of past and present climate on the biogeography of modern mammal diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**, 2526–2535.
- Davis E.B. (2005) Mammalian beta diversity in the Great Basin, western USA: palaeontological data suggest deep origin of modern macroecological structure: deep origin of beta diversity in the Great Basin. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 479–490.
- De Baets K., Klug C., Korn D., & Landman N.H. (2012) Early evolutionary trends in ammonoid embryonic development: evolutionary trends in ammonoid embryos. *Evolution*, **66**, 1788–1806.
- Dean W.T., Donovan D.T., & Howarth M.K. (1961) *The Liassic Ammonite Zones and Subzones of the North-west European Province*. British Museum (Natural History).
- Dennis R.L., Donato B., Sparks T.H., & Pollard E. (2000) Ecological correlates of island incidence and geographical range among British butterflies. *Biodiversity & Conservation*, **9**, 343–359.

- Dera G., Brigaud B., Monna F., Laffont R., Pucéat E., Deconinck J.-F., Pellenard P., Joachimski M.M., & Durlet C. (2011a) Climatic ups and downs in a disturbed Jurassic world. *Geology*, 39, 215–218.
- Dera G. & Donnadieu Y. (2012) Modeling evidences for global warming, Arctic seawater freshening, and sluggish oceanic circulation during the Early Toarcian anoxic event. *Paleoceanography*, 27, PA2211.
- Dera G., Neige P., Dommergues J.-L., & Brayard A. (2011b) Ammonite paleobiogeography during the Pliensbachian–Toarcian crisis (Early Jurassic) reflecting paleoclimate, eustasy, and extinctions. *Global and Planetary Change*, **78**, 92–105.
- Dera G., Neige P., Dommergues J.-L., Fara E., Laffont R., & Pellenard P. (2010) High-resolution dynamics of Early Jurassic marine extinctions: the case of Pliensbachian-Toarcian ammonites (Cephalopoda). *Journal of the Geological Society*, **167**, 21–33.
- Dera G., Pellenard P., Neige P., Deconinck J.-F., Pucéat E., & Dommergues J.-L. (2009a) Distribution of clay minerals in Early Jurassic Peritethyan seas: palaeoclimatic significance inferred from multiproxy comparisons. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271, 39–51.
- Dera G., Prunier J., Smith P.L., Haggart J.W., Popov E., Guzhov A., Rogov M., Delsate D., Thies D., Cuny G., Pucéat E., Charbonnier G., & Bayon G. (2015) Nd isotope constraints on ocean circulation, paleoclimate, and continental drainage during the Jurassic breakup of Pangea. *Gondwana Research*, 1599–1615.
- Dera G., Pucéat E., Pellenard P., Neige P., Delsate D., Joachimski M.M., Reisberg L., & Martinez M. (2009b) Water mass exchange and variations in seawater temperature in the NW Tethys during the Early Jurassic: evidence from neodymium and oxygen isotopes of fish teeth and belemnites. *Earth and Planetary Science Letters*, 286, 198–207.
- Dercourt J., Zonenshain L.P., Ricou L.E., Kazmin V.G., Le Pichon X., Knipper A.L., Grandjacquet C., Sborshchikov I.M., Boulin J., & Sorokhtin O. (1985) Présentation de 9 cartes paléogéographiques au 1/20 000 000e s'étendant de l'Atlantique au Pamir pour la periode du Lias à l'Actuel. *Bulletin de la Société géologique de France*, **1**, 637–652.
- Dice L.R. (1945) Measures of the Amount of Ecologic Association Between Species. *Ecology*, **26**, 297–302.
- Diniz-Filho J.A.F., De Marco Jr P., & Hawkins B.A. (2010) Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity*.
- Dobzhansky T. (1950) Evolution in the Tropics. American Scientist, 38, 209–221.
- Dommergues J.-L. (1982) Le provincialisme des ammonites nord-ouest europeennes au Lias moyen. Une crise faunique sous controle paleogeographique. *Bulletin de la Société géologique de France*, **24**, 1047–1051.
- Dommergues J.-L. (1987) L'évolution chez les Ammonitina du Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale. 1–297.
- Dommergues J.-L. (1994) Les faunes d'ammonites pandémiques et téthysiennes du Lias confrontées à un modèle de distribution pantropicale. *Proceedings of the 3rd Pergola International Symposium, Pergola 25-30 October 1990*, 1, 93–107.

- Dommergues J.-L. (2002) Les premiers Lytoceratoidea du Nord-Ouest de l'Europe (Ammonoidea, Sinemurien inferieur, France). Exemple de convergence evolutive vers les morphologies "capricornes." *Revue de Paléobiologie*, **21**, 257–277.
- Dommergues J.-L. & El Hariri K. (2002) Endemism as a palaeobiogeographic parameter of basin history illustrated by early- and mid-Liassic peri-Tethyan ammonite faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **184**, 407–418.
- Dommergues J.-L., Fara E., & Meister C. (2009) Ammonite diversity and its palaeobiogeographical structure during the early Pliensbachian (Jurassic) in the western Tethys and adjacent areas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **280**, 64–77.
- Dommergues J.-L. & Meister C. (1991) Area of mixed marine faunas between two major paleogeographical realms, exemplified by the Early Jurassic (Late Sinemurian and Pliensbachian) ammonites in the Alps. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 86, 265–282.
- Dommergues J.-L. & Meister C. (1999) Cladistic formalisation of relationships within a supeffamily of Lower Jurassic Ammonitina: Eoderocerataceae SPATH, 1929. *Revue de Paléobiologie*, **18**, 273–286.
- Dommergues J.L., Meister C., Souissi F., & Abdallah H. (2004) Paratropidoceras nov. gen. numidianum nov. sp. et Tunisiceras nov. gen. insolitus nov. sp., deux nouveaux genres et deux nouvelles espèces d'ammonites du Carixien de la Téthys méditerranéenne (Pliensbachien, Tunisie). Revue de Paléobiologie, 23, 463–475.
- Dommergues J.L. & Mouterde R. (1987) The endemic trends of liassic ammonite faunas of Portugal as the result of the opening up of a narrow epicontinental basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **58**, 129–137.
- Donovan D.T. (1967) The geographical distribution of Lower Jurassic ammonites in Europe and adjacent areas. *Aspects of Tethyan Biogeography*, **7**, 111–134.
- Donovan D.T., Callomon J.H., & Howarth M.K. (1981) Classification of the Jurassic ammonitina. *The Ammonoidea* pp. 101–155. M. R. House & J. R. Senior, London and New York.
- Doré A.G. (1991) The structural foundation and evolution of Mesozoic seaways between Europe and the Arctic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **87**, 441–492.
- Doyle P. (1987) Lower Jurassic-Lower Cretaceous belemnite biogeography and the development of the Mesozoic Boreal Realm. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **61**, 237– 254.
- Doyle P. (1994) Aspects of the distribution of Early Jurassic belemnites. *Palaeopelagos Special Publication*, **1**, 109–120.
- Dray S., Dufour A.B., & Chessel D. (2007) The ade4 package-II: Two-table and K-table methods. *R news*, **7**, 47–52.
- Dromart G., Allemand P., Garcia J.-P., & Robin C. (1996) Variation cyclique de la production carbonatée au Jurassique le long d'un transect Bourgogne-Ardèche, Est-France. *Bulletin de la Société géologique de France*, **167**, 423–433.
- Dubar G. (1954) Succession des faunes d'ammonites de type italien au Lias moyen et inférieur dans le Haut-Atlas marocain. *Congrès géologique international 19ème session (1952)*, **13**, 23–27.

- Dunhill A.M. & Wills M.A. (2015) Geographic range did not confer resilience to extinction in terrestrial vertebrates at the end-Triassic crisis. *Nature Communications*, **6**, 7980.
- Eldredge N. (1989) *Macroevolutionary dynamics: species, niches, and adaptive peaks*. McGraw-Hill, New York.
- Elith J. & Leathwick J.R. (2009) Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 677–697.
- Elmi S., Almeras Y., Ameur M., Atrops F., Benhamou M., & Moulan G. (1982) La dislocation de plates-formes carbonatees liasiques en Mediterranee Occidentale et ses implications sur les echanges fauniques. *Bulletin de la Societe Geologique de France*, **S7–XXIV**, 1007–1016.
- Enay R. (1980) Paléobiogéographie et ammonites jurassiques: "rythmes fauniques" et variations du niveau marin; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. *Livre Jubilaire de la Société géologique de France, mémoire, hors-série*, **10**, 262–281.
- Enay R. & Mangold C. (1982) Dynamique biogéographique et évolution des faunes d'ammonites au Jurassique. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **XXIV**, 1025–1046.
- Erwin D.H. (2001) Lessons from the past: biotic recoveries from mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 5399–5403.
- Erwin D.H. & Anstey R.L. (1995) New approaches to speciation in the fossil record. Columbia University Press.
- Erwin D.H., Valentine J.W., & Sepkoski J.J. (1987) A Comparative Study of Diversification Events: The Early Paleozoic Versus the Mesozoic. *Evolution*, **41**, 1177.
- Escarguel G., Fara E., Brayard A., & Legendre S. (2011) Biodiversity is not (and never has been) a bed of roses! *Comptes Rendus Biologies*, **334**, 351–359.
- Fagan W.F., Unmack P.J., Burgess C., & Minckley W.L. (2002) Rarity, fragmentation, and extinction risk in desert fishes. *Ecology*, **83**, 3250–3256.
- Faraoni P., Marini A., & Pallini G. (1994) Biostratigrafia ad ammoniti della Corniola carixiana della Valle del Bosso (Appennino marchigiano). *Palaeopelagos*, **4**, 275–288.
- Faraoni P., Marini A., Pallini G., & Venturi F. (1996) New Carixian ammonite assemblages of Central Apennines (Italy), and their impact on Mediterranean Jurassic biostratigraphy. *Palaeopelagos*, 6, 75–122.
- Ferretti A. (1972) Ricerche biostratigrafiche sul Dormeriano nel gruppo monutoso del Nerone (Appenino marchigiano). *Rivista Italiana di Paleontologia*, **78**, 93–130.
- Ferretti A. (1975) Ricerche biostratigrafiche sul Sinemuriano-Pliensbachiano nella gola del F. Bosso (Appennino marchigiano). *Rivista Italiana di Paleontologia*, **81**, 161–194.
- Ferretti A. & Meister C. (1990) Composition des faunes d'ammonites dans l'Apennin des Marches et comparaison avec les principales régions téthysiennes et euroboréales. *Proceedings of the 3rd Pergola International Symposium*, 1, 143–153.
- Finnegan S., Anderson S.C., Harnik P.G., Simpson C., Tittensor D.P., Byrnes J.E., Finkel Z.V., Lindberg D.R., Liow L.H., Lockwood R., Lotze H.K., McClain C.R., McGuire J.L., O'Dea

A., & Pandolfi J.M. (2015) Paleontological baselines for evaluating extinction risk in the modern oceans. *Science*, **348**, 567–570.

- Fisher H.J. (2002) Macroecology: new, or biogeography revisited? *Nature*, **417**, 787–787.
- Fitzpatrick M.C., Sanders N.J., Normand S., Svenning J.-C., Ferrier S., Gove A.D., & Dunn R.R. (2013) Environmental and historical imprints on beta diversity: insights from variation in rates of species turnover along gradients. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280, 20131201.
- Foote M. (2003) Origination and extinction through the Phanerozoic: a new approach. *The Journal* of Geology, **111**, 125–148.
- Foote M., Crampton J.S., Beu A.G., & Cooper R.A. (2008) On the bidirectional relationship between geographic range and taxonomic duration. *Journal Information*, **34**.
- Foote M., Ritterbush K.A., & Miller A.I. (2016) Geographic ranges of genera and their constituent species: structure, evolutionary dynamics, and extinction resistance. *Paleobiology*, **42**, 269–288.
- Frakes L.A., Francis J.E., & Syktus J.I. (1992) Climate modes of the phanerozoic: the history of the earth's climate over the past 600 million years. Cambridge University Press, Cambridge; New York, N.Y., USA.
- France R. (1992) The North American latitudinal gradient in species richness and geographical range of freshwater crayfish and amphipods. *The American Naturalist*, **139**, 342–354.
- Freckleton R.P., Harvey P.H., Pagel M., & Losos A.E.J.B. (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist*, **160**, 712–726.
- Freckleton R.P. & Jetz W. (2009) Space versus phylogeny: disentangling phylogenetic and spatial signals in comparative data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 21–30.
- Gaston K.. (2009) Geographic range limits of species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 1391–1393.
- Gaston K.J. (1991a) How large is a species' geographic range? Oikos, 61, 434.
- Gaston K.J. (1991b) The magnitude of global insect species richness. *Conservation biology*, **5**, 283–296.
- Gaston K.J. (1994a) Rarity. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Gaston K.J. (1994b) Measuring geographic range sizes. *Ecography*, **17**, 198–205.
- Gaston K.J. (1996) Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 197–201.
- Gaston K.J. (1998) Species-range size distributions: products of speciation, extinction and transformation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **353**, 219–230.
- Gaston K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. Nature, 405, 220–227.

Gaston K.J. (2003) The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. Oxford University Press.

- Gaston K.J. & Blackburn T.M. (1996) Global Scale Macroecology: Interactions between Population Size, Geographic Range Size and Body Size in the Anseriformes. *The Journal of Animal Ecology*, **65**, 701.
- Gaston K.J. & Blackburn T.M. (1997) Age, area and avian diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, **62**, 239–253.
- Gaston K.J. & Blackburn T.M. (1999) A critique for macroecology. Oikos, 84, 353.
- Gaston K.J. & Blackburn T.M. (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford, OX; Malden, MA, USA.
- Gaston K.J., Blackburn T.M., & Spicer J.I. (1998) Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 70–74.
- Gaston K.J. & Chown S.L. (1999a) Geographic range size and speciation. *Evolution of biological diversity*, 236–259.
- Gaston K.J. & Chown S.L. (1999b) Why Rapoport's Rule Does Not Generalise. Oikos, 84, 309.
- Gaston K.J., Chown S.L., Calosi P., Bernardo J., Bilton D.T., Clarke A., Clusella-Trullas S., Ghalambor C.K., Konarzewski M., Peck L.S., Porter W.P., Pörtner H.O., Rezende E.L., Schulte P.M., Spicer J.I., Stillman J.H., Terblanche J.S., & van Kleunen M. (2009) Macrophysiology: a conceptual reunification. *The American Naturalist*, **174**, 595–612.
- Gaston K.J., Chown S.L., & Evans K.L. (2008) Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography*, **35**, 483–500.
- Gaston K.J. & Fuller R.A. (2009) The sizes of species' geographic ranges. Journal of Applied Ecology, 46, 1–9.
- Gaston K.J. & Gauld I.D. (1993) How many species of pimplines (Hymenoptera: Ichneumonidae) are there in Costa Rica? *Journal of Tropical Ecology*, **9**, 491–499.
- Gaston K.J. & Spicer J.I. (2001) The relationship between range size and niche breadth: a test using five species of Gammarus (Amphipoda). *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 179–188.
- Geber M.A. (2011) Ecological and evolutionary limits to species geographic ranges. *The American Naturalist*, **178**, S1–S5.
- Geczy B. (1984) Jurassic ammonite provinces of Europe. Acta Geologica Hungarica, 27, 67–71.
- Gittleman J.L., Anderson C.G., Gates S.E., Luh H.K., Smith J.D., McKinney M.L., & Drake J.A. (1998) Detecting ecological pattern in phylogenies. *Biodiversity dynamics: turnover of populations, taxa, and communities* Columbia University Press, New York.
- Gittleman J.L. & Kot M. (1990) Adaptation: statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Systematic Zoology*, **39**, 227.
- Golonka J. (2007a) Late Triassic and Early Jurassic palaeogeography of the world. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, **244**, 297–307.

- Golonka J. (2007b) Late Triassic and Early Jurassic palaeogeography of the world. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* **244**, 297–307.
- Golonka J. & Bocharova N.Y. (2000) Hot spot activity and the break-up of Pangea. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, **161**, 49–69.
- Golonka J. & Ford D. (2000) Pangean (late Carboniferous–Middle Jurassic) paleoenvironment and lithofacies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **161**, 1–34.
- Gómez J.J., Goy A., & Canales M.L. (2008) Seawater temperature and carbon isotope variations in belemnites linked to mass extinction during the Toarcian (Early Jurassic) in Central and Northern Spain. Comparison with other European sections. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, **258**, 28–58.
- Gotelli N.J., Anderson M.J., Arita H.T., Chao A., Colwell R.K., Connolly S.R., Currie D.J., Dunn R.R., Graves G.R., Green J.L., Grytnes J.-A., Jiang Y.-H., Jetz W., Kathleen Lyons S., McCain C.M., Magurran A.E., Rahbek C., Rangel T.F.L.V.B., Soberón J., Webb C.O., & Willig M.R. (2009) Patterns and causes of species richness: a general simulation model for macroecology. *Ecology Letters*, **12**, 873–886.

Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Schmitz, M., & Ogg, G. (2012) *The Geologic Time Scale*. Elsevier, Boston.

- Gray J.S. (1997) Gradients in marine biodiversity. *Marine Biodiversity: Patterns and Processes* (ed. by R.F.G. Ormond, J.D. Gage, and M.V. Angel), pp. 18–34. Cambridge University Press,
- Green J.L., Holmes A.J., Westoby M., Oliver I., Briscoe D., Dangerfield M., Gillings M., & Beattie A.J. (2004) Spatial scaling of microbial eukaryote diversity. *Nature*, **432**, 747–750.
- Guex J. (1982) Relations entre le genre Psiloceras et les Phylloceratida au voisinage de la limite Trias-Jurassique. Laboratoires de Géologie, Minéralogue, Géophysique,
- Guex J. (1987) Sur la phylogenèse des ammonites du Lias inférieur. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles*, **78**, 455–469.
- Guex J., Koch A., O'Dogherty L., & Bucher H. (2003) A morphogenetic explanation of Buckman's law of covariation. *Bulletin de la Société géologique de France*, **174**, 603–606.
- Hallam A. (1969) Faunal realms and facies in the Jurassic. *Palaeontology*, **12**, 1–18.
- Hallam A. (1972) Diversity and density characteristics of Pliensbachian-Toarcian molluscan and brachiopod faunas of the North Atlantic margins. *Lethaia*, **5**, 389–412.
- Hallam A. (1977) Jurassic bivalve biogeography. *Paleobiology*, **3**, 58–73.
- Hallam A. (1981) A revised sea-level curve for the early Jurassic. *Journal of the Geological Society*, **138**, 735–743.
- Hallam A. (1983) Early and mid-jurassic molluscan biogeography and the establishment of the central Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **43**, 181–193.
- Hamilton W.J. (1973) Life's color code. New York.
- Hardenbol J. (1998) Mesozoic and Cenozoic Sequence Chronostratigraphic Framework of European Basins.

- Hardy C., Fara E., Laffont R., Dommergues J.-L., Meister C., & Neige P. (2012) Deep-time phylogenetic clustering of extinctions in an evolutionarily dynamic clade (Early Jurassic ammonites). *PLoS ONE*, **7**, e37977.
- Harmon L.J. & Glor R.E. (2010) Poor statistical performance of the Mantel test in phylogenetic comparative analyses. *Evolution*, **64**, 2173–2178.
- Harnik P.G., Fitzgerald P.C., Payne J.L., & Carlson S.J. (2014) Phylogenetic signal in extinction selectivity in Devonian terebratulide brachiopods. *Paleobiology*, **40**, 675–692.
- Hennig W. (1966) Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press.
- Hertz P.E., Huey R.B., & Nevo E. (1983) Homage to Santa Anita: Thermal Sensitivity of Sprint Speed in Agamid Lizards. *Evolution*, **37**, 1075–1084.
- Hesselbo S.P., Jenkyns H.C., Duarte L.V., & Oliveira L.C.V. (2007) Carbon-isotope record of the Early Jurassic (Toarcian) Oceanic Anoxic Event from fossil wood and marine carbonate (Lusitanian Basin, Portugal). *Earth and Planetary Science Letters*, **253**, 455–470.
- Hillebrand H. (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, **163**, 192–211.
- Hopkins M.J. (2011) How species longevity, intraspecific morphological variation, and geographic range size are related: a comparison using Late Cambrian trilobites. *Evolution*, **65**, 3253–3273.
- Howarth M.K. (1973) Lower Jurassic (Pliensbachian and Toarcian) ammonites. *Atlas of Palaeobiogeography* pp. 275–282. Elsevier Amsterdam.
- Huang S., Roy K., & Jablonski D. (2014) Do past climate states influence diversity dynamics and the present-day latitudinal diversity gradient? *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 530–540.
- Hubbell S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32)*. Princeton University Press.
- Huey R.B. (1982) Temperature, physiology, and the ecology of reptiles.
- Huey R.B. & Kingsolver J.G. (1989) Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology & Evolution*, **4**, 131–135.
- Hunt G., Roy K., & Jablonski D. (2005) Species-level heritability reaffirmed: a comment on "On the heritability of geographic range sizes." *The American Naturalist*, **166**, 129–135.
- Hutchins L.W. (1947) The Bases for Temperature Zonation in Geographical Distribution. *Ecological Monographs*, **17**, 325–335.
- Ikeda M. & Hori R.S. (2014) Effects of Karoo–Ferrar volcanism and astronomical cycles on the Toarcian oceanic anoxic events (Early Jurassic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- IUCN S.S.C. (2001) IUCN red list categories and criteria: version 3.1. *Prepared by the IUCN Species Survival Commission*.
- Jablonski D. (1986a) Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. *Science*, **231**, 129–133.

- Jablonski D. (1986b) Larval ecology and macroevolution in marine invertebrates. *Bulletin of marine science*, **39**, 565–587.
- Jablonski D. (1986c) Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach. *Dynamics of extinction* pp. 183–229. D. K. Elliott, New York.
- Jablonski D. (1987) Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of Cretaceous mollusks. *Science*, **238**, 360–363.
- Jablonski D. (1995) Extinctions in the fossil record. *Extinction Rates* pp. 25–44. Oxford University Press, Oxford.
- Jablonski D. (1997) Body-size evolution in Cretaceous molluscs and the status of Cope's rule. *Nature*, **385**, 250–252.
- Jablonski D. (2001) Lessons from the past: evolutionary impacts of mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 5393–5398.
- Jablonski D. (2005) Mass extinctions and macroevolution. Paleobiology, 31, 192–210.
- Jablonski D. (2008) Extinction and the spatial dynamics of biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 11528–11535.
- Jablonski D., Belanger C.L., Berke S.K., Huang S., Krug A.Z., Roy K., Tomasovych A., & Valentine J.W. (2013) Out of the tropics, but how? Fossils, bridge species, and thermal ranges in the dynamics of the marine latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy* of Sciences, **110**, 10487–10494.
- Jablonski D. & Hunt G. (2006) Larval ecology, geographic range, and species survivorship in Cretaceous mollusks: organismic versus species-level explanations. *The American Naturalist*, **168**, 556–564.
- Jablonski D. & Raup D.M. (1995) Selectivity of end-Cretaceous marine bivalve extinctions. *Science*, **268**, 389–391.
- Jablonski D. & Roy K. (2003) Geographical range and speciation in fossil and living molluscs. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, **270**, 401–406.
- Jablonski D. & Valentine J.W. (1990) From Regional to Total Geographic Ranges: Testing the Relationship in Recent Bivalves. *Paleobiology*, **16**, 126–142.
- Jaccard P. (1900) Contribution au problème de l'immigration post-glaciaire de la flore alpine: étude comparative de la flore alpine du massif du Wildhorn, du haut bassin du Trient et de la haute vallée de Bagnes. *Bulletin de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles*, **36**, 87–130.
- Jackson J.B.C. (1974) Biogeographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine bivalves and their evolutionary significance. *The American Naturalist*, **108**, 541–560.
- Janzen D.H. (1967) Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, **101**, 233–249.
- Jenkyns H.C. (2010) Geochemistry of oceanic anoxic events. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **11**, Q03004.

- Jenkyns H.C., Jones C.E., GrÖcke D.R., Hesselbo S.P., & Parkinson D.N. (2002) Chemostratigraphy of the Jurassic System: applications, limitations and implications for palaeoceanography. *Journal of the Geological Society*, **159**, 351–378.
- Johnson C.N. (1998) Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature*, **394**, 272–274.
- Jones K.E., Purvis A., & Gittleman J.L. (2003) Biological correlates of extinction risk in bats. *The American Naturalist*, **161**, 601–614.
- Jones K.E., Sechrest W., & Gittleman J.L. (2005) Age and area revisited: identifying global patterns and implications for conservation. *Phylogeny and Conservation* pp. 141–165. Cambridge University Press,
- Joppa L.N., Butchart S.H.M., Hoffmann M., Bachman S.P., Akçakaya H.R., Moat J.F., Böhm M., Holland R.A., Newton A., Polidoro B., & Hughes A. (2016) Impact of alternative metrics on estimates of extent of occurrence for extinction risk assessment. *Conservation Biology*, 30, 362–370.
- Kaplan M.E. (1978) Calcite pseudomorphoses in Jurassic and Lower Cretaceous deposits of the northern area of eastern Siberia. *Geol. Geofiz*, **19**, 62–70.
- Keith S.A., Webb T.J., Böhning-Gaese K., Connolly S.R., Dulvy N.K., Eigenbrod F., Jones K.E., Price T., Redding D.W., Owens I.P.F., & Isaac N.J.B. (2012) What is macroecology? *Biology Letters*, rsbl20120672.
- Kennedy W.J. & Cobban W.A. (1976) Aspects of ammonite biology, biostratigraphy and biogeography. *Spec. Pap. Palaeontol.*, **17**, 94.
- Kier G., Kreft H., Lee T.M., Jetz W., Ibisch P.L., Nowicki C., Mutke J., & Barthlott W. (2009) A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 9322–9327.
- Kiessling W. & Aberhan M. (2007) Geographical distribution and extinction risk: lessons from Triassic-Jurassic marine benthic organisms. *Journal of Biogeography*, **34**, 1473–1489.
- Kiessling W. & Baron-Szabo R.C. (2004) Extinction and recovery patterns of scleractinian corals at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 214, 195–223.
- Koleff P., Gaston K.J., & Lennon J.J. (2003) Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 367–382.
- Kozłowski J. & Gawelczyk A.T. (2002) Why are species' body size distributions usually skewed to the right? *Functional Ecology*, **16**, 419–432.
- Labra A., Pienaar J., & Hansen T.F. (2009) Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* lizards: adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. *The American Naturalist*, **174**, 204–220.
- Lamoreux J.F., Morrison J.C., Ricketts T.H., Olson D.M., Dinerstein E., McKnight M.W., & Shugart H.H. (2006) Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. *Nature*, 440, 212–214.

- Landman N.H., Goolaerts S., Jagt J.W.M., Jagt-Yazykova E.A., Machalski M., & Yacobucci M.M. (2014) Ammonite extinction and nautilid survival at the end of the Cretaceous. *Geology*, **42**, 707–710.
- Lang W.D. (1913) IV.—The Lower Pliensbachian—"Carixian"—of Charmouth. *Geological Magazine (Decade V)*, **10**, 401–412.
- Lawton J.H. (1995) Population dynamic principles. *Extinction Rates* pp. 147–163. Oxford University Press, Oxford.
- Lawton J.H. & May R.M. (1995) Extinction rates. Oxford University Press Oxford,
- Lécuyer C., Picard S., Garcia J.-P., Sheppard S.M.F., Grandjean P., & Dromart G. (2003) Thermal evolution of Tethyan surface waters during the Middle-Late Jurassic: evidence from  $\delta^{18}$  O values of marine fish teeth: temperatures of Jurassic seawater. *Paleoceanography*, **18**.
- Legendre P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74, 1659–1673.
- Legendre P. & Legendre L. (2012) Available at: https://www.elsevier.com/books/numericalecology/legendre/978-0-444-53868-0.
- Lennon J.J., Koleff P., Greenwood J.J.D., & Gaston K.J. (2001) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 966–979.
- Letcher A.J. & Harvey P.H. (1994) Variation in geographical range size among mammals of the Palearctic. *The American Naturalist*, **144**, 30–42.
- Levinton J.S. (2001) *Genetics, paleontology, and macroevolution*. Cambridge University Press, Cambridge; New York.
- Liang K.-Y. & Zeger S.L. (1986) Longitudinal data analysis using generalized linear models. *Biometrika*, **73**, 13–22.
- Liow L.H. (2007) Does versatility as measured by geographic range, bathymetric range and morphological variability contribute to taxon longevity? *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 117–128.
- Liu C., Heinze M., & Fürsich F.T. (1998) Bivalve provinces in the Proto-Atlantic and along the southern margin of the Tethys in the Jurassic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 127–151.
- Longrich N.R., Scriberas J., & Wills M.A. (2016) Severe extinction and rapid recovery of mammals across the Cretaceous-Paleogene boundary, and the effects of rarity on patterns of extinction and recovery. *Journal of Evolutionary Biology*.
- Lord A.R. (1988) Ostracoda of the Early Jurassic Tethyan Ocean. *Developments in Palaeontology* and Stratigraphy (ed. by T. Hanai, N. Ikeya, and K. Ishizaki), pp. 855–868. Elsevier,
- MacArthur R.H. (1972) *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

- Mace G.M., Collar N.J., Gaston K.J., Hilton-Taylor C., AkçAkaya H.R., Leader-Williams N., Milner-Gulland E.J., & Stuart S.N. (2008) Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology*, 22, 1424–1442.
- Machac A., Zrzavý J., & Storch D. (2011) Range size heritability in Carnivora is driven by geographic constraints. *The American Naturalist*, **177**, 767–779.
- Maguire K.C. & Stigall A.L. (2008) Paleobiogeography of Miocene Equinae of North America: A phylogenetic biogeographic analysis of the relative roles of climate, vicariance, and dispersal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **267**, 175–184.
- Magurran A. (2004) Measuring biological diversity. Blackwell Science Ltd.
- Magurran A.E. & McGill B.J. (2011) *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment.* Oxford University Press Oxford.
- Mailliot S., Mattioli E., Bartolini A., Baudin F., Pittet B., & Guex J. (2009) Late Pliensbachian–Early Toarcian (Early Jurassic) environmental changes in an epicontinental basin of NW Europe (Causses area, central France): A micropaleontological and geochemical approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 273, 346–364.
- Maloney K.O. & Munguia P. (2011) Distance decay of similarity in temperate aquatic communities: effects of environmental transition zones, distance measure, and life histories. *Ecography*, **34**, 287–295.
- Manly B.F.J. (2007) *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology.* Chapman & Hall, London.
- Mantel N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer research*, **27**, 209–220.
- Mao C.X., Colwell R.K., & Chang J. (2005) Estimating the species accumulation curve using mixtures. *Biometrics*, **61**, 433–441.
- Maridet O., Escarguel G., Costeur L., Mein P., Hugueney M., & Legendre S. (2007) Small mammal (rodents and lagomorphs) European biogeography from the Late Oligocene to the mid Pliocene. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 529–544.
- Martínez-Meyer E., Townsend Peterson A., & Hargrove W.W. (2004) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 305–314.
- Mattioli E., Pittet B., Petitpierre L., & Mailliot S. (2009) Dramatic decrease of pelagic carbonate production by nannoplankton across the Early Toarcian anoxic event (T-OAE). *Global and Planetary Change*, **65**, 134–145.
- Maurer B.A. (1999) Untangling ecological complexity: the macroscopic perspective. University of Chicago Press.
- Mayr E. (1956) Geographical Character Gradients and Climatic Adaptation. Evolution, 10, 105–108.
- Mayr E., Mayr E., & Mayr E. (1963) *Animal species and evolution*. Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Massachusetts.

- McAllister D.E., Schueler F.W., Roberts C.M., & Hawkins J.P. (1994) Mapping and GIS analysis of the global distribution of coral reef fishes on an equal-area grid. *Mapping the Diversity of Nature* (ed. by R.I. Miller), pp. 155–175. Springer Netherlands.
- McArthur J.M., Algeo T.J., van de Schootbrugge B., Li Q., & Howarth R.J. (2008) Basinal restriction, black shales, Re-Os dating, and the Early Toarcian (Jurassic) oceanic anoxic event. *Paleoceanography*, **23**, PA4217.
- McArthur J.M., Donovan D.T., Thirlwall M.F., Fouke B.W., & Mattey D. (2000) Strontium isotope profile of the early Toarcian (Jurassic) oceanic anoxic event, the duration of ammonite biozones, and belemnite palaeotemperatures. *Earth and Planetary Science Letters*, **179**, 269–285.
- McCain C.M. (2004) The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica: Species richness of small mammals along an elevational gradient. *Journal of Biogeography*, **31**, 19–31.
- McCain C.M. (2005) Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, **86**, 366–372.
- McCain C.M. (2007) Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 1–13.
- McCullagh P. & Nelder J.A. (1989) Generalized linear models. CRC press,
- McDonald R., Mcknight M., Weiss D., Selig E., Oconnor M., Violin C., & Moody A. (2005) Species compositional similarity and ecoregions: Do ecoregion boundaries represent zones of high species turnover? *Biological Conservation*, **126**, 24–40.
- McGhee G.R. (2011) Convergent evolution: limited forms most beautiful. MIT Press.
- McGill B.J. (2010) Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology Letters*, **13**, 627–642.
- Médail F. & Quézel P. (1999) Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: setting global conservation priorities. *Conservation biology*, **13**, 1510–1513.
- Meister C., Aberhan M., Blau J., Dommergues J.-L., Feist-Burkhardt S., Hailwood E.A., Hart M., Hesselbo S.P., Hounslow M.W., Hylton M., & others (2006) The Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of the Pliensbachian Stage (Lower Jurassic), Wine Haven, Yorkshire, UK. *Episodes*, 29, 93.
- Meister C. & Stampfli G. (2000) Les ammonites du Lias moyen (Pliensbachien) de la Néotéthys et de ses confins; compositions fauniques, affinités paléogéographiques et biodiversité. *Revue de Paléobiologie*, **19**, 227–292.
- Miller A.I. (1997) A new look at age and area: the geographic and environmental expansion of genera during the Ordovician Radiation. *Paleobiology*, **23**, 410–419.
- Miller A.I., Aberhan M., Buick D.P., Bulinski K.V., Ferguson C.A., Hendy A.J.W., & Kiessling W. (2009) Phanerozoic trends in the global geographic disparity of marine biotas. *Paleobiology*, 35, 612–630.
- Mittelbach G.G., Schemske D.W., Cornell H.V., Allen A.P., Brown J.M., Bush M.B., Harrison S.P., Hurlbert A.H., Knowlton N., Lessios H.A., McCain C.M., McCune A.R., McDade L.A., McPeek M.A., Near T.J., Price T.D., Ricklefs R.E., Roy K., Sax D.F., Schluter D., Sobel J.M.,

& Turelli M. (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, **10**, 315–331.

- Mittermeier R.A., Myers N., Thomsen J.B., Da Fonseca G.A.B., & Olivieri S. (1998) Biodiversity Hotspots and Major Tropical Wilderness Areas: Approaches to Setting Conservation Priorities. *Conservation Biology*, **12**, 516–520.
- Monnet C., Brayard A., & Bucher H. (2015a) Ammonoids and quantitative biochronology—a unitary association perspective. *Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography* pp. 277–298. Springer.
- Monnet C., De Baets K., & Yacobucci M.M. (2015b) Buckman's Rules of Covariation. Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography (ed. by C. Klug, D. Korn, K. De Baets, I. Kruta, and R.H. Mapes), pp. 67–94. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Monnet C., Klug C., & De Baets K. (2015c) Evolutionary Patterns of Ammonoids: Phenotypic Trends, Convergence, and Parallel Evolution. *Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography* (ed. by C. Klug, D. Korn, K. De Baets, I. Kruta, and R.H. Mapes), pp. 95–142. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Moran P.A.P. (1950) Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, 37, 17–23.
- Morettini E. (1998) Lower Jurassic stable isotope stratigraphy (carbon, oxygen, nitrogen) of the Mediterranean Tethys (central Italy and southern Spain).
- Morin X. & Lechowicz M.J. (2013) Niche breadth and range area in North American trees. *Ecography*, **36**, 300–312.
- Morlon H., Chuyong G., Condit R., Hubbell S., Kenfack D., Thomas D., Valencia R., & Green J.L. (2008) A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. *Ecology Letters*, **11**, 904–917.
- Morlon H., Schwilk D.W., Bryant J.A., Marquet P.A., Rebelo A.G., Tauss C., Bohannan B.J.M., & Green J.L. (2011) Spatial patterns of phylogenetic diversity: Spatial patterns of phylogenetic diversity. *Ecology Letters*, **14**, 141–149.
- Mouillot D. & Gaston K. (2009) Spatial overlap enhances geographic range size conservatism. *Ecography*, **32**, 671–675.
- Müller R.D., Sdrolias M., Gaina C., & Roest W.R. (2008) Age, spreading rates, and spreading asymmetry of the world's ocean crust. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **9**, Q04006.
- Münkemüller T., Lavergne S., Bzeznik B., Dray S., Jombart T., Schiffers K., & Thuiller W. (2012) How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 743–756.
- Murray B.R. & Hose G.C. (2005) Life-history and ecological correlates of decline and extinction in the endemic Australian frog fauna. *Austral Ecology*, **30**, 564–571.
- Myers C.E., MacKenzie R.A., & Lieberman B.S. (2013) Greenhouse biogeography: the relationship of geographic range to invasion and extinction in the Cretaceous Western Interior Seaway. *Paleobiology*, **39**, 135–148.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Da Fonseca G.A., & Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–858.

- Naglik C., Tajika A., Chamberlain J., & Klug C. (2015) Ammonoid Locomotion. Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology (ed. by C. Klug, D. Korn, K. De Baets, I. Kruta, and R.H. Mapes), pp. 649–688. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Neige P., Rouget I., & Moyne S. (2007) Phylogenetic practices among scholars of fossil cephalopods, with special reference to cladistics. *Cephalopods Present and Past: New Insights and Fresh Perspectives* pp. 3–14. Springer, New York.
- Nekola J.C. & McGill B.J. (2014) Scale dependency in the functional form of the distance decay relationship. *Ecography*, **37**, 309–320.
- Nekola J.C. & White P.S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, **26**, 867–878.
- Neumayr M. (1872) Ueber Jura-Provinzen. Verh. Geol. Reichsanst. Wien, 3, 54-57.
- Neumayr M. (1883) Über klimatische Zonen während der Jura-und Kreidezeit. Kaiserl. königl. Hofund Staatsdruckerei.
- Neumeister S., Gratzer R., Algeo T.J., Bechtel A., Gawlick H.-J., Newton R.J., & Sachsenhofer R.F. (2015) Oceanic response to Pliensbachian and Toarcian magmatic events: Implications from an organic-rich basinal succession in the NW Tethys. *Global and Planetary Change*, **126**, 62– 83.
- Newell N.D. (1952) Periodicity in invertebrate evolution. Journal of Paleontology, 371-385.
- Novacek M.J. & Cleland E.E. (2001) The current biodiversity extinction event: Scenarios for mitigation and recovery. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 5466–5470.
- Novotny V., Miller S.E., Hulcr J., Drew R.A.I., Basset Y., Janda M., Setliff G.P., Darrow K., Stewart A.J.A., Auga J., Isua B., Molem K., Manumbor M., Tamtiai E., Mogia M., & Weiblen G.D. (2007) Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature*, **448**, 692–695.
- Ogg J.G., Ogg G.M., & Gradstein F.M. (2016) A Concise Geologic Time Scale: 2016. Elsevier,
- Openshaw S. (1983) The modifiable areal unit problem. *Concepts and techniques in modern geography* Geo Books, Norwich.
- Page K.N. (1996) Mesozoic ammonoids in space and time. *Ammonoid Paleobiology* pp. 755–794. Plenum Press, New York.
- Page K.N. (2003) The Lower Jurassic of Europe: its subdivision and correlation. *Geological Survey* of Denmark and Greenland Bulletin, 1, 23–59.
- Pagel M. (2000) Statistical analysis of comparative data. Trends in Ecology & Evolution, 15, 418.
- Palliani R.B. & Riding J.B. (2003) Biostratigraphy, Provincialism and Evolution of European Early Jurassic (pliensbachian to Early Toarcian) Dinoflagellate Cysts. *Palynology*, **27**, 179–214.
- Paradis E. (2012) Analysis of Phylogenetics and Evolution with R. Springer New York, New York, NY.
- Paradis E. & Claude J. (2002) Analysis of comparative data using generalized estimating equations. *Journal of Theoretical Biology*, **218**, 175–185.

- Paradis E., Claude J., & Strimmer K. (2004) APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289–290.
- Payne J.L. & Finnegan S. (2007) The effect of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 10506–10511.
- Phelps M.C. (1985) A refined ammonite biostratigraphy for the Middleand Upper Carixian (Ibex and Davoei Zones, Lower Jurassic) in North-West Europe and stratigraphical details of the Carixian-Domerian boundary. *Geobios*, **18**, 321–367.
- Phillips J. (1860) Life on the Earth: its origin and succession. Macmillan and Company,
- Pineda J. & Caswell H. (1998) Bathymetric species-diversity patterns and boundary constraints on vertical range distributions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 45, 83–101.
- Plancq J., Mattioli E., Pittet B., Baudin F., Duarte L.V., Boussaha M., & Grossi V. (2016) A calcareous nannofossil and organic geochemical study of marine palaeoenvironmental changes across the Sinemurian/Pliensbachian (early Jurassic, ~ 191 Ma) in Portugal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 449, 1–12.
- Porter S.J., Selby D., Suzuki K., & Gröcke D. (2013) Opening of a trans-Pangaean marine corridor during the Early Jurassic: Insights from osmium isotopes across the Sinemurian– Pliensbachian GSSP, Robin Hood's Bay, UK. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 375, 50–58.
- Powell M.G. (2005) Climatic basis for sluggish macroevolution during the late Paleozoic ice age. *Geology*, **33**, 381–384.
- Powell M.G. (2007) Latitudinal diversity gradients for brachiopod genera during late Palaeozoic time: links between climate, biogeography and evolutionary rates. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 519–528.
- Prendergast J.R., Quinn R.M., Lawton J.H., Eversham B.C., & Gibbons D.W. (1993) Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature*, **365**, 335–337.
- Preston F.W. (1948) The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29, 254–283.
- Preston F.W. (1962a) The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. Ecology, 43, 185.
- Preston F.W. (1962b) The canonical distribution of commonness and rarity: Part II. *Ecology*, **43**, 410–432.
- Price G.D. (1999) The evidence and implications of polar ice during the Mesozoic. *Earth-Science Reviews*, **48**, 183–210.
- Price P.W. (2003) *Macroevolutionary theory on macroecological patterns*. Cambridge University Press.
- Purvis A. (2008) Phylogenetic approaches to the study of extinction. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 301–319.
- Purvis A., Agapow P.-M., Gittleman J.L., & Mace G.M. (2000) Nonrandom Extinction and the Loss of Evolutionary History. *Science*, **288**, 328–330.

- Pyron M. (1999) Relationships between geographical range size, body size, local abundance, and habitat breadth in North American suckers and sunfishes. *Journal of Biogeography*, **26**, 549–558.
- QGIS Development Team (2013) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Qian H. (2009) Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 327–332.
- Qian H. & Ricklefs R.E. (2004) Geographical distribution and ecological conservatism of disjunct genera of vascular plants in eastern Asia and eastern North America. *Journal of Ecology*, **92**, 253–265.
- Qian H. & Ricklefs R.E. (2007) A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, **10**, 737–744.
- Qian H., Ricklefs R.E., & White P.S. (2005) Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters*, **8**, 15–22.
- R Development Core Team (2010) *R: A Language and Environment for Statistical Computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rahbek C., Gotelli N.J., Colwell R.K., Entsminger G.L., Rangel T.F.L.V.B., & Graves G.R. (2007) Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **274**, 165–174.
- Raia P. (2010) Phylogenetic Community Assembly Over Time in Eurasian Plio-Pleistocene Mammals. *PALAIOS*, **25**, 327–338.
- Rapoport E.H. (1982) Areography: geographical strategies of species. Elsevier.
- Raup D.M. & Sepkoski J.J. (1982) Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, **215**, 1501–1503.
- Raup D.M. & Sepkoski J.J. (1984) Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **81**, 801–805.
- Reggiani L., Mattioli E., Pittet B., Duarte L.V., De Oliveira L.V., & Comas-Rengifo M.J. (2010)
  Pliensbachian (Early Jurassic) calcareous nannofossils from the Peniche section (Lusitanian Basin, Portugal): A clue for palaeoenvironmental reconstructions. *Marine Micropaleontology*, 75, 1–16.
- Rex M.A., Etter R.J., & Stuart C.T. (1997) Large-scale patterns of species diversity in the deep-sea benthos. *Marine Biodiversity: Patterns and Processes* (ed. by R.F.G. Ormond, J.D. Gage, and M.V. Angel), pp. 94–121. Cambridge University Press.
- Richards O.W. (1978) *social wasps of the Americas excluding the Vespinae*. British Museum (Natural History).
- Ricklefs R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7, 1–15.
- Ricklefs R.E. & Schluter D. (1993) Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. University of Chicago Press.
- Ricou L. (1994) Tethys reconstructed: plates, continental fragments and their boundaries since 260 Ma from Central America to South-eastern Asia. *Geodinamica acta*, **7**, 169–218.
- Ritterbush K.A., Hoffmann R., Lukeneder A., & De Baets K. (2014) Pelagic palaeoecology: the importance of recent constraints on ammonoid palaeobiology and life history: Pelagic palaeoecology of ammonoids. *Journal of Zoology*, **292**, 229–241.
- Rocchini D., Nagendra H., Ghate R., & Cade B.S. (2009) Spectral Distance Decay. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, **75**, 1225–1230.
- Rohde K. (1992) Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos*, **65**, 514–527.
- Rohde K. (1996) Rapoport's Rule is a Local Phenomenon and Cannot Explain Latitudinal Gradients in Species Diversity. *Biodiversity Letters*, **3**, 10–13.
- Rohde K., Heap M., & Heap D. (1993) Rapoport's Rule Does Not Apply to Marine Teleosts and Cannot Explain Latitudinal Gradients in Species Richness. *The American Naturalist*, **142**, 1–16.
- Rosales I., Quesada S., & Robles S. (2001) Primary and diagenetic isotopic signals in fossils and hemipelagic carbonates: the Lower Jurassic of northern Spain. *Sedimentology*, **48**, 1149–1169.
- Rosales I., Quesada S., & Robles S. (2004a) Paleotemperature variations of Early Jurassic seawater recorded in geochemical trends of belemnites from the Basque–Cantabrian basin, northern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203, 253–275.
- Rosales I., Robles S., & Quesada S. (2004b) Elemental and Oxygen Isotope Composition of Early Jurassic Belemnites: Salinity vs. Temperature Signals. *Journal of Sedimentary Research*, **74**, 342–354.
- Rosenzweig M.L. (1995) Species diversity in space and time. Cambridge University Press.
- Rouget I., Neige P., & Dommergues J.-L. (2004) L'analyse phylogénétique chez les ammonites: état des lieux et perspectives. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **175**, 507–512.
- Roy K., Jablonski D., & Martien K.K. (2000) Invariant size–frequency distributions along a latitudinal gradient in marine bivalves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 13150–13155.
- Roy K., Jablonski D., & Valentine J.W. (1994) Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: no evidence for "Rapoport's rule." *Proceedings of the National Academy* of Sciences, **91**, 8871–8874.
- Roy K., Jablonski D., & Valentine J.W. (2002) Body size and invasion success in marine bivalves. *Ecology Letters*, **5**, 163–167.
- Roy K., Jablonski D., Valentine J.W., & Rosenberg G. (1998) Marine latitudinal diversity gradients: Tests of causal hypotheses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **95**, 3699–3702.
- Roy K. & Martien K.K. (2001) Latitudinal distribution of body size in north-eastern Pacific marine bivalves. *Journal of Biogeography*, 28, 485–493.

- Saelen G., Doyle P., & Talbot M.R. (1996) Stable-isotope analyses of belemnite rostra from the Whitby Mudstone Formation, England; surface water conditions during deposition of a marine black shale. *Palaios*, **11**, 97–117.
- Sanders N.J. (2002) Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, **25**, 25–32.
- Sanders N.J., Lessard J.-P., Fitzpatrick M.C., & Dunn R.R. (2007) Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 640–649.
- Sapunov I.G. (1974) Notes on the geographical differentiation of the Lower Jurassic Ammonite Faunas. Colloque du Jurassique (Luxembourg, 1967). Mémoires du bureau de Recherches Géologiques et Minières, 75, 263–270.
- Scholander P.F., Hock R., Walters V., & Irving L. (1950) Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. *The Biological Bulletin*, **99**, 259–271.
- van de Schootbrugge B., Bailey T.R., Rosenthal Y., Katz M.E., Wright J.D., Miller K.G., Feist-Burkhardt S., & Falkowski P.G. (2005) Early Jurassic climate change and the radiation of organic-walled phytoplankton in the Tethys Ocean. *Paleobiology*, **31**, 73–97.
- Schweigert G. (2015) Ammonoid Biostratigraphy in the Jurassic. Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography pp. 389–402. Springer.
- Scott R.A. & Turton M.A. (2001) Mesozoic tectonic events in the North Atlantic and Arctic: stratigraphic response in an adjacent rift-flank basin (Sverdrup Basin, Arctic Canada). *Polarforschung*, **69**, 73–83.
- Sepkoski J.J. (1998) Rates of speciation in the fossil record. *Philosophical Transactions of the Royal* Society of London B: Biological Sciences, **353**, 315–326.
- Sepkoski J.J. & Raup D.M. (1986) Periodicity in marine extinction events. *Dynamics of extinction* (ed. by D. K. Elliott), pp. 3-36. New York: Wiley.
- Silva R.L., Duarte L.V., Comas-Rengifo M.J., Mendonça Filho J.G., & Azerêdo A.C. (2011) Update of the carbon and oxygen isotopic records of the Early–Late Pliensbachian (Early Jurassic, ~ 187 Ma): Insights from the organic-rich hemipelagic series of the Lusitanian Basin (Portugal). *Chemical Geology*, **283**, 177–184.
- Simpson G.G. (1943) Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science*, **241**, 1–31.
- Simpson G.G. (1944) Tempo and mode in evolution. Columbia University Press.
- Smith K.F. & Brown J.H. (2002) Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 313–322.
- Smith P.L. (1983) The Pliensbachian ammonite Dayiceras dayiceroides and early Jurassic paleogeography. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **20**, 86–91.
- Smith P.L. & Tipper H.W. (1986) Plate tectonics and paleobiogeography; Early Jurassic (Pliensbachian) endemism and diversity. *PALAIOS*, **1**, 399–412.

- Soininen J. (2010) Species turnover along abiotic and biotic gradients: patterns in space equal patterns in time? *BioScience*, **60**, 433–439.
- Soininen J. & Hillebrand H. (2007) Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Baselga (2007). *Ecography*, **30**, 842–844.
- Soininen J., McDonald R., & Hillebrand H. (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, **30**, 3–12.
- Sørensen T. (1948) A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*, **5**, 1–34.
- Stanley S.M. (1979) Macroevolution, pattern and process. Johns Hopkins University Press.
- Stehli F.G., Douglas R.G., & Newell N.D. (1969) Generation and maintenance of gradients in taxonomic diversity. *Science*, **164**, 947–949.
- Steinbauer M.J., Dolos K., Reineking B., & Beierkuhnlein C. (2012) Current measures for distance decay in similarity of species composition are influenced by study extent and grain size. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1203–1212.
- Steiner C., Hobson A., Favre P., Stampfli G.M., & Hernandez J. (1998) Mesozoic sequence of Fuerteventura (Canary Islands): Witness of Early Jurassic sea-floor spreading in the central Atlantic. *Geological Society of America Bulletin*, **110**, 1304–1317.
- Steinitz O., Heller J., Tsoar A., Rotem D., & Kadmon R. (2006) Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography*, **33**, 1044–1054.
- Stevens G.C. (1989) The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics. *The American Naturalist*, **133**, 240–256.
- Storch D., izling A.L., Reif J., Polechov J., izlingov E., & Gaston K.J. (2008) The quest for a null model for macroecological patterns: geometry of species distributions at multiple spatial scales. *Ecology Letters*, **11**, 771–784.
- Suan G., Mattioli E., Pittet B., Lécuyer C., Suchéras-Marx B., Duarte L.V., Philippe M., Reggiani L., & Martineau F. (2010) Secular environmental precursors to Early Toarcian (Jurassic) extreme climate changes. *Earth and Planetary Science Letters*, **290**, 448–458.
- Suan G., Mattioli E., Pittet B., Mailliot S., & Lécuyer C. (2008a) Evidence for major environmental perturbation prior to and during the Toarcian (Early Jurassic) oceanic anoxic event from the Lusitanian Basin, Portugal. *Paleoceanography*, 23, PA1202.
- Suan G., Nikitenko B.L., Rogov M.A., Baudin F., Spangenberg J.E., Knyazev V.G., Glinskikh L.A., Goryacheva A.A., Adatte T., Riding J.B., Föllmi K.B., Pittet B., Mattioli E., & Lécuyer C. (2011) Polar record of Early Jurassic massive carbon injection. *Earth and Planetary Science Letters*, **312**, 102–113.
- Suan G., Pittet B., Bour I., Mattioli E., Duarte L., & Mailliot S. (2008b) Duration of the Early Toarcian carbon isotope excursion deduced from spectral analysis: Consequence for its possible causes. *Earth and Planetary Science Letters*, **267**, 666–679.
- Terborgh J. (1973) On the Notion of Favorableness in Plant Ecology. *The American Naturalist*, **107**, 481–501.

- Thierry J., Barrier E., & Co-authors (2000) Middle Toarcian. *Atlas Peri-Tethys : Paleogeographical maps* Commission de la carte géologique du monde, Paris.
- Tintant H. & Mouterde R. (1981) Classification et phylogenèse chez les ammonites jurassiques. International Symposium on "Concept and Method in Paleontology", Departament de Paleontologia, 85–101.
- Tobler W.R. (1970) A Computer Movie Simulating Urban Growth in the Detroit Region. *Economic Geography*, **46**, 234–240.
- Torsvik T.H., Müller R.D., Van der Voo R., Steinberger B., & Gaina C. (2008) Global plate motion frames: Toward a unified model. *Reviews of Geophysics*, **46**, RG3004.
- Trecalli A., Spangenberg J., Adatte T., Föllmi K.B., & Parente M. (2012) Carbonate platform evidence of ocean acidification at the onset of the early Toarcian oceanic anoxic event. *Earth and Planetary Science Letters*, **357–358**, 214–225.
- Tuomisto H., Yli-Halla M., & Ruokolainen K. (2003) Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. *Science*, **299**, 241–244.
- Udvardy M.D.F. (1975) *A classification of the biogeographical provinces of the world*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources Morges, Switzerland.
- Udvardy M.D.F. & Papp C.S. (1969) *Dynamic Zoogeography, with Special Reference to Land Animals.* Van Nostrand Reinhold, New York.
- Valentine J.W. (1969) Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic time. *Palaeontology*, **12**, 684–709.
- Vaux F., Trewick S.A., & Morgan-Richards M. (2016) Lineages, splits and divergence challenge whether the terms anagenesis and cladogenesis are necessary. *Biological Journal of the Linnean Society*, **117**, 165–176.
- Venturi F., Nannarone C., & Bilotta M. (2005) Early Pliensbachian ammonites from the Furlo Pass (Marche, Italy): two new faunas for the middle-western Tethys. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **44**, 81–115.
- Venturi F., Nannarone C., & Bilotta M. (2007) Ammonites from the early Pliensbachian of the Furlo Pass (Marche, Italy): biostratigraphic and paleobiogeographic implications. *Bollettino-Societa Paleontologica Italiana*, 46, 1.
- Veter N.M., DeSantis L.R.G., Yann L.T., Donohue S.L., Haupt R.J., Corapi S.E., Fathel S.L., Gootee E.K., Loffredo L.F., Romer J.L., & Velkovsky S.M. (2013) Is Rapoport's rule a recent phenomenon? A deep time perspective on potential causal mechanisms. *Biology Letters*, 9, 20130398.
- Vogler A.P. & Ribera I. (2003) Evolutionary analysis of species richness patterns in aquatic beetles: why macroecology needs a historical perspective. *Macroecology: concepts and consequences*, 17–30.
- Von Humboldt A. (1807) Essai sur la géographie des plantes: accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales. Chez, JG Cotta.
- Vörös A. (1977) Provinciality of the Mediterranean Lower Jurassic brachiopod fauna: causes and plate-tectonic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **21**, 1–16.

- Vörös A. (1993) Jurassic microplate movements and brachiopod migrations in the western part of the Tethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **100**, 125–145.
- Vörös A. (2005) The smooth brachiopods of the Mediterranean Jurassic: Refugees or invaders? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **223**, 222–242.
- Vörös A. (2016) Early Jurassic (Pliensbachian) brachiopod biogeography in the western Tethys: The Euro-Boreal and Mediterranean faunal provinces revised. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.*
- Vrba E.S., Eldredge N., & Gould S.J. (2005) *Macroevolution: Diversity, Disparity, Contingency: Essays in Honor of Stephen Jay Gould.* Paleontological Society.
- Waldron A. (2007) Null models of geographic range size evolution reaffirm its heritability. *The American Naturalist*, **170**, 221–231.
- Wallace A. (1859) On the Zoological Geography of the Malay Archipelago. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society : Zoology*, **4**, 172–184.
- Wallace A.R. (1876) The geographical distribution of animals: with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface. Cambridge University Press.
- Ward P.D. & Signor P.W. (1983) Evolutionary tempo in Jurassic and Cretaceous ammonites. *Paleobiology*, **9**, 183–198.
- Webb T.J. & Gaston K.J. (2003) On the heritability of geographic range sizes. *The American Naturalist*, **161**, 553–566.
- Webb T.J., Kershaw M., & Gaston K.J. (2001) Rarity and phylogeny in birds. *Biotic Homogenization* (ed. by J.L. Lockwood and M.L. McKinney), pp. 57–80. Springer US, Boston, MA.
- Westermann G.E.G. (1971) Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids. Royal Ontario Museum.
- Westermann G.E.G. (1993) Global bio-events in mid-Jurassic ammonites controlled by seaways. *The Systematics Association Special Volume*.
- Westermann G.E.G. (1996) Ammonoid Life and Habitat. *Ammonoid Paleobiology* (ed. by N.H. Landman, K. Tanabe, and R.A. Davis), pp. 607–707. Springer US,
- Wetzel C.E., Bicudo D. de C., Ector L., Lobo E.A., Soininen J., Landeiro V.L., & Bini L.M. (2012) Distance decay of similarity in neotropical diatom communities. *PLoS ONE*, **7**, e45071.
- Whittaker R.J., Willis K.J., & Field R. (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453–470.
- Wiens J.A. (1989) Spatial scaling in ecology. Functional ecology, 385–397.
- Wierzbowski H. & Joachimski M. (2007) Reconstruction of late Bajocian–Bathonian marine palaeoenvironments using carbon and oxygen isotope ratios of calcareous fossils from the Polish Jura Chain (central Poland). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254, 523–540.

- Wignall P.B. & Bond D.P.G. (2008) The end-Triassic and Early Jurassic mass extinction records in the British Isles. *Proceedings of the Geologists' Association*, **119**, 73–84.
- Wignall P.B., Newton R.J., & Little C.T. (2005) The timing of paleoenvironmental change and causeand-effect relationships during the Early Jurassic mass extinction in Europe. American Journal of Science, 305, 1014–1032.
- Willig M.R., Kaufman D.M., & Stevens R.D. (2003) latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 273–309.
- Witman J.D. & Roy K. (2009) Marine macroecology. University of Chicago Press.
- Yacobucci M. (in press) Towards a Model for Speciation in Ammonoids. *Species and Speciation in the Fossil Record* pp. 238–277. Allmon D., Yacobucci M., Chicago & London.
- Zacaï A., Brayard A., Dommergues J.-L., Meister C., Escarguel G., Laffont R., Vrielynck B., & Fara E. (2016) Gauging scale effects and biogeographical signals in similarity distance decay analyses: an Early Jurassic ammonite case study. *Palaeontology*, **59**, 671–687.
- Zakharov V.A., Meledina S.V., & Shurygin B.N. (2003) Paleobiochores of Jurassic boreal basins. *Russian Geology and Geophysics*, **44**, 664–675.

## ANNEXES

## **ANNEXE** 1

Liste des 214 espèces d'ammonites de la base de données utilisée dans ce travail (Dommergues et al., 2009) :

Genre Acanthopleuroceras Acanthopleuroceras Acanthopleuroceras Acanthopleuroceras Acanthopleuroceras Acanthopleuroceras Acanthopleuroceras Catriceras Catriceras Catriceras **Eremiticeras Paratropidoceras Tropidoceras Tropidoceras** Tropidoceras Tropidoceras **Tropidoceras Tropidoceras** Tropidoceras **Tropidoceras Tropidoceras** *Tropidoceras Tropidoceras* **Tropidoceras Tropidoceras Tropidoceras** Tropidoceras Castanayiceras Galaticeras Galaticeras Galaticeras Galaticeras ? **Baltzerites Holcolytoceras** *Holcolytoceras* Apoderoceras **Bifericeras** Coeloceras Coeloceras Coeloderoceras Coeloderoceras Coeloderoceras Coeloderoceras **Cymbites Diaphorites** 

Espèce sp.1 actaeon alisiense arietiforme valdani maugenesti carinatum cf. campiliense galaczi catriense

evolutus

sulcatus stahliforme

stahli

semilaevis

orientale

obtusum

flandrini

mediterraneum

masseanum

erythraeum

densicosta

demonense

calliplocum

canavarii

marianii

harpoceroides

aegoceroides

rosenbergi

nodostricum

quadrijugum

pettos sensu G

micromphala

aculeatum

donovani

pettos

biruga

rugosa

ponticum

globosus

vetulonius

baltzeri

zitteli

*numidianum* zitteli sensu AM

## Collecteur et date

d'ORBIGNY, 1844 **REYNES in HAUG, 1885 OPPEL**, 1853 d'ORBIGNY, 1844 d'ORBIGNY, 1844 QUENSTEDT, 1885 **FUCINI**, 1898 GECZY & MEISTER, 2007 **VENTURI**, 1978 FARAONI et al., 2002 DOMMERGUES & MEISTER, 2004 sensu ALKAYA & MEISTER, 1995 DOMMERGUES et al., 2000 RAKUS & GUEX, 2002 **OPPEL**, 1856 **FUCINI**, 1899 **BREMER**, 1965 FUTTERER, 1893 GEMMELLARO, 1884 d'ORBIGNY, 1844 DUMORTIER, 1869 GEMMELLARO, 1884 FUTTERER, 1893 GEMMELLARO, 1884 GEMMELLARO, 1884 **FUCINI**, 1899 **FUCINI**, 1899 GEMMELLARO, 1884 GEMMELLARO, 1884 GEMMELLARO, 1884 **FUCINI**, 1921 **RAKUS**, 1972 QUENSTEDT, 1885 ROSENBERG, 1909 SIMPSON, 1843 DOMMERGUES & MEISTER, 1992 QUENSTEDT, 1853 sensu GEMMELLARO, 1884 PIA, 1913 QUENSTEDT, 1885 WIEDENMAYER, 1980 PIA. 1913 **ZIETEN, 1832 FUCINI**, 1896

**Dubariceras Dubariceras** Eoderoceras ? **Epideroceras** ? Epideroceras ? **Epideroceras** ? Foetterliceras Foetterliceras *Hyperderoceras* **Metaderoceras Metaderoceras** Metaderoceras **Metaderoceras** Metaderoceras Metaderoceras Metaderoceras Metaderoceras Metaderoceras ? Miltoceras Miltoceras Miltoceras Paraderoceras Paramicroderoceras Paramicroderoceras Paramicroderoceras Paramicroderoceras *Pseudophricodoceras Pseudophricodoceras* Pseudoskirroceras **Tetraspidoceras Tetraspidoceras** Villania Villania Zamaiceras Zamaiceras "Cymbites" ? "Cymbites" ? **Dubariceras** ? Miltoceras Miltoceras ? **Spiniclaviceras Fieldingiceras Fuciniceras Fuciniceras** 

inaequicosta dubari lina trigonale nodofissum cantianense morogense salmojraghii retusum venarense pseudomuticum muticum gemmellaroi beirense muticum sensu MB clavatus apertum pygmaeus sellae seguenzae taguendoufi picenum tardecrescens fila birchoides aff. birchiades dayiforme caprariforme mastodon quadrarmatum evolutum densilobata callomoni carinatum mangoldi sp. nov. 1 laevigatus sensu RG sp. furlense sp. spirale sp. angulosum balatonense costicillatum ionicum mellahense n. sp. A nov. sp.1 perplicatum sensu GM pseudodilectum volubile carixiense

GECZY. 1976 DOMMERGUES, MOUTERDE & RIVAS, 1984 QUENSTEDT, 1885 MOUTERDE et al., 1983 **OUENSTEDT, 1885** VENTURI et al., 2004 DUMORTIER, 1869 PARONA, 1894 SIMPSON, 1855 **OPPEL**, 1862 **DUBAR**, 1978 d'ORBIGNY, 1844 LEVI, 1896 MOUTERDE, 1970 sensu MEISTER & BOHM, 1993 FARAONI et al., 1996 EL HARIRI et al., 1996 DOMMERGUES, 2003 GEMMELLARO, 1884 GEMMELLARO, 1884 EL HARIRI et al., 1996 VENTURI et al., 2004 PIA, 1913 QUENSTEDT, 1885 QUENSTEDT, 1885 ROSENBERG, 1909 MOUTERDE et al., 1983 MOUTERDE et al., 1983 **FUCINI**, 1934 DUMORTIER, 1869 GECZY, 1976 TILL, 1911 GECZY, 1998 RAKUS & GUEX, 2002 RAKUS & GUEX, 2002 étude en cours DOMMERGUES et al. sensu RAKUS & GUEX, 2002 sensu VENTURI et al., 2006 VENTURI et al., 2006 sensu FARAONI et al., 1996 sensu VENTURI et al., 2006 sensu VENTURI & FERRI, 2001 GECZY, 1976 GECZY & MEISTER, 1998 **FUCINI**, 1900 DOMMERGUES et al., 2000 DUBAR, 1961 sensu RAKUS & GUEX, 2002 sensu DOMMERGUES, FERRETTI, GECZY & MOUTERDE, 1983 sensu GECZY & MEISTER, 2007 DOMMERGUES et al., 1985 **FUCINI**, 1900 CANTALUPPI & MONTANARI, 1972

**Fuciniceras Fuciniceras Fuciniceras Fuciniceras Fuciniceras Fuciniceras Tunisiceras** Pelingoceras Harpophylloceras Tragophylloceras Tragophylloceras Tragophylloceras Tragophylloceras Tragophylloceras **Juraphyllites** *Juraphyllites* **Juraphyllites Beaniceras Beaniceras Beaniceras Beaniceras** Aegoceras Aegoceras Aegoceras Aegoceras Aegoceras **Becheiceras** Vicininodiceras Vicininodiceras **Oistoceras Oistoceras** Liparoceras Liparoceras Liparoceras Zaghouanites Lytoceras Lytoceras Lytoceras Lytoceras Lytoceras Lytoceras Lytoceras Lytoceras Audaxlytoceras Aegolytoceras Radstockiceras Radstockiceras Radstockiceras Radstockiceras Phricodoceras Phricodoceras Phricodoceras Zetoceras

dilectum elichense formosum sensu RG giennense lycius hungaricum insolitus pseudocarinatum eximus undulatum numismale loscombi ibex carinatum sp. A nardii libertus rotondum luridum crassum centaurus sparsicosta maculatum lataecosta capricornus artygyrus bechei gollingense simplicicosta figulinum angulatus lytoceroides heptangulare cheltiense arcanum tortum platypleura kizilcius galatiforme fimbriatum fimbriatoides altum fuggeri audax varicosum pseudosaemanni complanosum buvigneri wiltshieri taylori taylori sensu H bettonii zetes

**FUCINI**, 1900 BRAGA & RIVAS, 1980 sensu RAKUS & GUEX, 2002 BRAGA & RIVAS, 1980 DOMMERGUES et al., 2005 GECZY, 1976 DOMMERGUES & MEISTER, 2004 VENTURI et al., 2005 HAUER, 1854 SMITH, 1817 QUENSTEDT, 1845 SOWERBY, 1817 QUENSTEDT, 1843 HOWARTH & DONOVAN, 1964 sensu DOMMERGUES et al., 2000 MENEGHINI. 1853 GEMMELLARO, 1884 BUCKMAN, 1918 SIMPSON, 1855 BUCKMAN, 1920 d'ORBIGNY, 1844 TRUEMAN, 1919 YOUNG & BIRD, 1822 SOWERBY, 1827 SCHLOTHEIM, 1820 **BROWN**, 1837 SOWERBY, 1821 **ROSENBERG**, 1909 TRUEMAN, 1919 SIMPSON, 1855 QUENSTEDT, 1856 SPATH, 1938 YOUNG & BIRD, 1828 MURCHINSON, 1834 WIEDENMAYER, 1977 QUENSTEDT, 1885 DOMMERGUES et al., 2000 DOMMERGUES et al., 2004 RAKUS & GUEX, 2002 SOWERBY, 1847 GEMMELLARO, 1884 VADASZ, 1910 **GEYER**, 1893 MENEGHINI, 1881 VENTURI, 1978 **RIVAS**, 1977 SIMPSON, 1855 d'ORBIGNY, 1844 WRIGHT, 1981 SOWERBY, 1826 sensu HAUER, 1861 GECZY, 1976 d'ORBIGNY, 1850

Zetoceras **Phylloceras** Partschiceras Calliphylloceras Calaiceras Gemmellaroceras Gemmellaroceras Gemmellaroceras **Furlites Dayiceras** Dayiceras Daviceras Daviceras Dayiceras Daviceras *Capreoliceras* Caleites Gorgheiceras Uptonia Uptonia Uptonia **Polymorphites Polymorphites** Polymorphites ? Platypleuroceras **Platypleuroceras Platypleuroceras Platypleuroceras** Platypleuroceras **Platypleuroceras Platypleuroceras Platypleuroceras** Peripleuroceras Parinodiceras Jamesonites Gemmellaroceras ? Gemmellaroceras ? Gemmellaroceras ? Jamesonites ? Leptonotoceras **Paramorphites** Polymorphites ? Polymorphites ? Polymorphites ? Polymorphites ? Uptonia ? Uptonia? Reynesocoeloceras Reynesocoeloceras Revnesocoeloceras Reynesocoeloceras Reynesocoeloceras Reynesocoeloceras

iudicariense sensu GM hebertinum striatocostatum bicicolae calais granuliferum circumcrispatum aenigmaticum involutus splendens renzi polymorphoides nanum dayiceroides amaltheiforme asagensis calensis gorghense lata jamesoni confusa polymorphus rutilans bronni nodosum muellensis caprarium brevispina aureum amplinatrix aff. oblongum acanthobronni rotundicosta parinodus reticulatus cortesi sensu B gemmellaroi gemmellaroi sensu M spoliatus sp. acutiventris aff. bronni apenninicus flexicostatus pseudodubari juraphyllitoides sp. nov subcrassum praeincertum obesum indunense incertum aegrum

sensu GECZY & MEISTER, 2007 **REYNES**, 1868 MENEGHINI, 1853 MENEGHINI, 1875 MENEGHINI, 1881 GEMMELLARO, 1884 GEMMELLARO, 1884 GEMMELLARO, 1884 VENTURI & FERRI, 2000 MOUTERDE, 1951 MEISTER, 1914 SPATH, 1920 MOUTERDE, 1970 MOUTERDE, 1951 MOUTERDE, 1970 ALKAYA & MEISTER, 1995 FARAONI et al., 1996 VENTURI & FERRI, 2000 QUENSTEDT, 1845 SOWERBY, 1827 QUENSTEDT, 1856 QUENSTEDT, 1845 SIMPSON, 1843 **ROEMER**, 1836 FUTTERER, 1893 MOUTERDE, 1951 QUENSTEDT, 1858 SOWERBY, 1827 SIMPSON, 1855 QUENSTEDT, 1885 sensu ALKAYA & MEISTER, 1995 MOUTERDE et al., 1983 **TUTCHER & TRUEMAN, 1925** QUENSTEDT, 1885 BUCKMAN, 1923 sensu BREMER, 1965 GECZY, 1976 sensu MEISTER, 1984 **OUENSTEDT, 1885** sensu MEISTER et al., 2003 Venturi et al., 2006 sensu DOMMERGUES et al., 2000 FARAONI et al., 1996 FARAONI et al., 1996 MEISTER, 1984 GECZY, 1976 sensu MOUTERDE et al., 1983 **FUCINI**, 1905 DOMMERGUES & MOUTERDE, 1982 **FUCINI**, 1905 MENEGHINI, 1881 **FUCINI**, 1905 **FUCINI**, 1905

Prodactylioceras Prodactylioceras Prodactylioceras Bettoniceras Bettoniceras ? Sinuiceras Sinuiceras Sphaenoacanthites Epideroceras ? Acanthopleuroceras ? rectiradiatum davoei aurigeriense italicum perisphinctoides planulatum sp. nov. costotuberculatum plumarius sp. nov. 2 WINGRAVE, 1919 SOWERBY, 1822 DOMMERGUES et al., 1984 MENEGHINI in FUCINI, 1900 FUCINI, 1903 VENTURI & FERRI, 2000 VENTURI et al., 2006 RAKUS & GUEX, 2002 DUMORTIER, 1869 en cours d'étude DOMMERGUES, MEISTER et al.

## **ANNEXE 2**

Matrice triangulaire de distance orthodromiques inter-localités des 104 localités fossilifères de la base de données carixienne.

	Ab-LEFT	Ag-CHEL	Al-AMBE	Al-BAVA	Al-DONA	Al-GOTT	Al-OSNA	Al-OSTR
Ab-LEFT	0	1798	2912	2653	2653	3077	3069	2778
Ag-CHEL	0	0	2590	2527	2309	2575	2480	2367
Al-AMBE	0	0	0	332	289	289	413	230
Al-BAVA	0	0	0	0	324	612	713	404
Al-DONA	0	0	0	0	0	434	477	136
Al-GOTT	0	0	0	0	0	0	148	301
Al-OSNA	0	0	0	0	0	0	0	342
Al-OSTR	0	0	0	0	0	0	0	0
Al-PLIE	0	0	0	0	0	0	0	0
Al-SGIT	0	0	0	0	0	0	0	0
Al-WUTA	0	0	0	0	0	0	0	0
Au-ENZE	0	0	0	0	0	0	0	0
Au-LIEN	0	0	0	0	0	0	0	0
Au-SALZ	0	0	0	0	0	0	0	0
Au-VORA	0	0	0	0	0	0	0	0
Bu-BALK	0	0	0	0	0	0	0	0
Bu-KOTE	0	0	0	0	0	0	0	0
CH-BIVI	0	0	0	0	0	0	0	0
CH-HELV	0	0	0	0	0	0	0	0
CH-KLSC	0	0	0	0	0	0	0	0
CH-PRSU	0	0	0	0	0	0	0	0
CH-TESS	0	0	0	0	0	0	0	0
Da-BORN	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-ASTU	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-BEAR	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-BEJA	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-BENE	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-BIDA	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-IBNE	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-IBNW	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-SIMA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ALNO	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ALSU	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ARIE	0	0	0	0	0	0	0	0
FF-AUAU	0	0	0	0	0	0	0	0
FT-DASQ	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-BUCE	0	0	0	0	0	0	0	0
FI-DOGE	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CAUS	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CAUW	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CHAR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CHFR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CORB	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-DAUP	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-DIBA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ENCO	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-GARD	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-JURA	0	0	0	0	0	0	0	0 0
Fr-LORR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-LYON	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-MACH	0	0	0	0	0	0	0	0

Al-PLIE	Al-SGIT	Al-WUTA	Au-ENZE	Au-LIEN	Au-SALZ	Au-VORA	<b>Bu-BALK</b>	<b>Bu-KOTE</b>
2741	3139	2633	2411	2296	2324	2166	3033	3021
2386	2628	2295	2674	2477	2411	2262	2982	3059
205	327	307	868	802	701	805	502	640
324	657	323	545	470	374	499	457	538
90	495	21	832	704	583	633	708	822
354	63	454	1154	1074	966	1048	741	888
415	169	495	1258	1160	1045	1109	886	1032
80	363	155	938	825	707	767	714	842
0	413	110	858	747	631	698	657	780
0	0	515	1195	1123	1016	1104	750	898
0	0	0	823	691	570	616	717	828
0	0	0	0	202	302	417	681	627
0	0	0	0	0	123	216	742	727
0	0	0	0	0	0	168	710	720
0	0	0	0	0	0	0	874	888
0	0	0	0	0	0	0	0	148
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	CH-BIVI	<b>CH-HELV</b>	CH-KLSC	CH-PRSU	CH-TESS	Da-BORN	Es-ASTU	Es-BEAR
Ab-LEFT	2516	2419	2374	2334	1434	3548	2679	2012
Ag-CHEL	2517	2338	2300	2235	1271	3016	1397	710
Al-AMBE	525	522	560	586	1600	658	1576	1913
Al-BAVA	193	236	281	331	1423	975	1684	1891
Al-DONA	472	367	388	384	1316	895	1371	1642
Al-GOTT	803	766	798	808	1706	480	1434	1876
Al-OSNA	899	836	862	860	1674	540	1301	1775
Al-OSTR	576	494	520	519	1423	771	1353	1686
Al-PLIE	496	421	449	454	1405	808	1410	1713
Al-SGIT	849	821	854	865	1769	418	1469	1927
Al-WUTA	464	353	373	366	1296	916	1367	1629
Au-ENZE	362	494	500	552	1438	1467	2088	2126
Au-LIEN	279	340	333	374	1250	1440	1900	1924
Au-SALZ	198	218	210	253	1209	1349	1787	1839
Au-VORA	351	284	250	251	1045	1463	1713	1709
Bu-BALK	526	672	716	775	1869	870	2066	2337
Bu-KOTE	558	726	767	830	1913	1006	2190	2428
CH-BIVI	0	185	218	283	1355	1161	1780	1912
CH-HELV	0	0	45	104	1197	1179	1607	1727
CH-KLSC	0	0	0	65	1153	1218	1592	1695
CH-PRSU	0	0	0	0	1095	1241	1536	1630
CH-TESS	0	0	0	0	0	2187	1353	910
Da-BORN	0	0	0	0	0	0	1782	2309
Es-ASTU	0	0	0	0	0	0	0	744
Es-BEAR	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-BEJA	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-BENE	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-BIDA	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-IBNE	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-IBNW	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-SIMA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ALNO	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ALSU	0	0	0	0	0	0	0	0
FF-ARIE	0	0	0	0	0	0	0	0
FF-AUAU	0	0	0	0	0	0	0	0
FT-DASQ	0	0	0	0	0	0	0	0
FI-BALO Fr-BUCE	0	0	0	0	0	0	0	0
FI-DOGE	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CAUS	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CAUW	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CHAR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CHER	0	0	ů 0	ů 0	0	0	ů 0	0
Fr-CORB	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-DAUP	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-DIBA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ENCO	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-GARD	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-JURA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-LORR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-LYON	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-MACH	0	0	0	0	0	0	0	0

Es-BEJA	Es-BENE	Es-BIDA	Es-IBNE	Es-IBNW	Es-SIMA	Fr-ALNO	Fr-ALSU	Fr-ARIE
2021	2030	2425	2115	2297	2083	2714	2587	1935
779	854	1259	1009	1130	1178	2283	2211	1616
1840	1760	1496	1615	1566	1419	312	384	1069
1819	1739	1554	1609	1597	1396	437	398	927
1569	1489	1259	1349	1315	1145	122	99	782
1804	1726	1401	1573	1493	1398	363	490	1169
1704	1627	1282	1473	1381	1309	376	505	1142
1613	1533	1266	1387	1336	1193	84	193	886
1640	1560	1312	1417	1375	1217	127	179	871
1855	1777	1444	1624	1540	1452	426	552	1231
1557	1477	1251	1337	1306	1133	133	87	763
2059	1986	1911	1882	1919	1665	953	873	1085
1858	1784	1717	1681	1721	1464	824	728	884
1771	1696	1609	1588	1620	1370	703	605	804
1643	1570	1519	1470	1517	1254	744	628	668
2264	2184	1966	2049	2023	1840	783	803	1384
2357	2277	2079	2146	2130	1934	907	913	1449
1842	1764	1626	1644	1654	1427	592	522	901
1657	1579	1446	1459	1470	1242	486	387	724
1625	1548	1425	1429	1446	1212	504	398	685
1560	1483	1366	1365	1384	1148	493	377	620
872	832	1090	834	991	715	1348	1232	538
2238	2162	1799	2008	1906	1848	841	964	1649
703	667	264	564	382	639	1283	1287	1149
73	153	560	302	424	497	1602	1544	1041
0	80	503	231	364	424	1529	1471	975
0	0	449	155	308	344	1450	1391	903
0	0	0	320	141	375	1188	1166	916
0	0	0	0	183	218	1304	1251	811
0	0	0	0	0	297	1256	1220	883
0	0	0	0	0	0	1109	1047	600
0	0	0	0	0	0	0	130	810
0	0	0	0	0	0	0	0	696
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Fr-AUXO	Fr-BASQ	Fr-BAZO	Fr-BUGE	Fr-CAUE	Fr-CAUS	Fr-CAUW	Fr-CHAR
Ab-LEFT	2485	2392	2438	2346	2133	2073	2100	2380
Ag-CHEL	2002	1261	1936	2006	1816	1753	1772	1945
Al-AMBE	588	1465	654	619	843	912	886	651
Al-BAVA	605	1517	659	528	713	779	757	614
Al-DONA	316	1224	379	332	556	625	599	365
Al-GOTT	623	1377	684	732	952	1018	990	717
Al-OSNA	587	1262	641	728	937	998	970	690
Al-OSTR	368	1235	433	439	663	731	704	445
Al-PLIE	386	1279	451	420	645	714	687	447
Al-SGIT	684	1423	745	795	1015	1080	1053	779
Al-WUTA	305	1216	368	313	537	606	580	350
Au-ENZE	1026	1867	1059	871	944	986	977	985
Au-LIEN	856	1672	882	689	746	786	778	805
Au-SALZ	735	1566	763	571	646	692	681	687
Au-VORA	710	1474	724	526	543	577	571	640
Bu-BALK	1022	1932	1083	978	1170	1236	1214	1052
Bu-KOTE	1130	2043	1188	1066	1243	1307	1287	1149
CH-BIVI	698	1585	741	573	710	768	751	678
CH-HELV	534	1405	570	392	526	586	568	502
CH-KLSC	527	1383	559	374	493	550	533	487
CH-PRSU	483	1323	509	319	427	485	468	434
CH-TESS	1088	1047	1033	986	760	692	719	990
Da-BORN	1102	1783	1162	1209	1431	1497	1470	1197
Es-ASTU	1084	307	1039	1218	1178	1162	1159	1105
Es-BEAR	1328	556	1263	1362	1203	1149	1163	1285
Es-BEJA	1255	495	1190	1290	1133	1080	1094	1212
Es-BENE	1175	435	1110	1211	1056	1004	1017	1133
Es-BIDA	951	47	896	1054	976	950	951	949
Es-IBNE	1033	297	969	1082	942	896	906	997
Es-IBNW	1001	132	942	1082	976	941	946	985
Es-SIMA	832	332	767	868	724	679	689	788
Fr-ALNO	284	1157	350	369	590	657	629	364
Fr-ALSU	219	1130	281	247	472	540	513	268
Fr-ARIE	555	868	504	450	226	157	183	453
Fr-AUXO	0	914	66	192	356	413	386	107
Fr-BASQ	0	0	858	1013	931	904	905	909
Fr-BAZO	0	0	0	198	319	370	344	86
Fr-BUGE	0	0	0	0	225	294	267	110
FF-CAUE	0	0	0	0	0	/0	45	250
FF-CAUS	0	0	0	0	0	0	27	208
FF-CAUW	0	0	0	0	0	0	0	281
FF-CHAR	0	0	0	0	0	0	0	0
FF-CHER	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0
Fr-FNCO	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CADD		0	0	0	0	0	0	0
Fr-HIPA		0	0	0	0	0	0	0
Fr-J OPP	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-LVON	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-MACH	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0

<b>Fr-CHER</b>	Fr-CORB	Fr-DAUP	Fr-DIBA	Fr-ENCO	Fr-GARD	Fr-JURA	Fr-LORR	<b>Fr-LYON</b>
2358	1991	2247	2442	2282	2114	2462	2650	2311
1832	1726	2104	2000	2184	1842	2077	2175	1949
758	977	665	592	635	841	524	422	672
744	822	450	577	388	692	489	516	584
480	693	420	309	417	558	235	193	383
786	1094	854	653	847	966	617	441	772
736	1078	885	628	892	957	612	420	759
539	804	554	382	553	672	329	193	484
555	782	503	387	492	648	320	232	470
846	1157	914	715	905	1028	680	503	835
467	673	400	295	398	539	219	194	364
1109	981	656	978	576	901	899	1006	912
924	780	464	805	389	701	732	861	726
809	696	354	684	275	605	609	738	611
749	566	289	654	235	496	594	755	552
1178	1277	901	1006	831	1149	921	888	1035
1279	1340	960	1108	884	1218	1021	1009	1122
809	792	414	657	333	678	572	653	624
631	615	234	488	160	496	406	521	441
614	576	196	478	118	460	401	530	420
558	511	131	431	57	395	359	506	361
942	623	973	1054	1038	759	1094	1266	939
1262	1573	1308	1133	1288	1442	1096	921	1251
978	1209	1436	1122	1513	1227	1208	1182	1176
1162	1145	1502	1335	1585	1239	1417	1493	1306
1089	1078	1432	1262	1516	1170	1344	1420	1234
1009	1005	1356	1182	1439	1093	1264	1340	1155
817	987	1255	979	1335	1024	1067	1080	1006
871	906	1241	1044	1324	983	1128	1194	1027
853	966	1266	1022	1348	1021	1109	1146	1030
665	692	1023	838	1106	765	920	1000	813
455	732	510	300	520	602	255	110	410
382	612	381	211	398	479	141	134	294
424	109	489	517	568	236	557	729	402
171	495	424	58	478	385	127	183	194
777	941	1211	940	1292	979	1028	1048	964
106	453	435	84	497	354	171	247	181
240	364	237	134	301	233	117	310	57
274	142	299	309	383	50	336	518	180
308	84	355	370	437	90	403	581	247
286	109	339	343	422	77	375	553	220
132	389	351	64	417	279	132	276	95
0	391	463	173	536	318	258	352	199
0	0	380	450	459	136	477	660	322
0	0	0	366	83	264	314	493	265
0	0	0	0	423	334	88	212	139
0	0	0	0	0	347	359	521	337
0	0	0	0	0	0	349	537	198
0	0	0	0	0	0	0	194	156
0	0	0	0	0	0	0	0	340
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Fr-MACH	Fr-NORM	Fr-OISA	Fr-PRFR	<b>Fr-QUER</b>	Fr-RODE	<b>Gl-JAME</b>	Gr-EPIR
Ab-LEFT	2409	2590	2223	2370	2058	2103	4342	252
Ag-CHEL	1984	1799	2115	2107	1667	1735	3298	2021
Al-AMBE	612	886	689	557	973	907	1748	2914
Al-BAVA	579	987	457	421	861	793	2079	2637
Al-DONA	326	672	454	283	684	619	1872	2669
Al-GOTT	683	792	887	712	1056	998	1469	3099
Al-OSNA	660	684	923	732	1023	971	1396	3104
Al-OSTR	407	659	589	411	779	717	1738	2798
Al-PLIE	408	712	535	372	771	706	1809	2755
Al-SGIT	745	839	947	774	1118	1061	1422	3161
Al-WUTA	311	668	434	263	665	600	1890	2648
Au-ENZE	964	1424	624	759	1080	1025	2614	2347
Au-LIEN	787	1250	430	583	880	825	2544	2250
Au-SALZ	668	1130	325	463	786	728	2434	2291
Au-VORA	631	1088	248	437	670	619	2505	2141
Bu-BALK	1015	1369	902	875	1317	1249	2067	2992
Bu-KOTE	1114	1491	955	957	1392	1325	2206	2968
CH-BIVI	650	1095	402	456	858	794	2271	2487
CH-HELV	477	932	231	276	675	610	2229	2407
CH-KLSC	464	924	188	260	641	576	2257	2363
CH-PRSU	414	877	127	209	575	511	2256	2329
CH-TESS	1024	1156	967	1045	652	708	2908	1522
Da-BORN	1163	1217	1338	1179	1536	1478	1201	3562
Es-ASTU	1130	700	1472	1332	1081	1112	1902	2819
Es-BEAR	1323	1092	1522	1472	1056	1119	2629	2182
Es-BEJA	1250	1021	1453	1401	987	1049	2576	2184
Es-BENE	1170	945	1377	1322	911	972	2522	2186
Es-BIDA	980	614	1287	1170	863	903	2074	2560
Es-IBNE	1034	791	1265	1195	802	860	2381	2258
Es-IBNW	1018	701	1295	1198	849	898	2214	2437
Es-SIMA	826	640	1047	980	585	642	2321	2204
Fr-ALNO	327	586	548	357	701	640	1766	2739
Fr-ALSU	229	589	420	227	593	529	1892	2610
Fr-ARIE	486	708	499	522	124	171	2426	1990
Fr-AUXO	89	399	466	275	437	384	1910	2528
Fr-BASQ	940	588	1243	1129	816	857	2087	2523
Fr-BAZO	95	367	476	300	383	336	1943	2486
Fr-BUGE	106	564	279	117	354	288	2087	2376
Fr-CAUE	276	614	323	299	149	84	2262	21/2
Fr-CAUS	338	634	3/3	368	94	52	2310	2117
Fr-CAUW	310	61/	359	343	10/	48	2285	2143
Fr-CHAR	1.65	448	393 502	227	339	282	2016	2422
Fr-CHER	165	348	502 200	300	120	205	2005	2413
	418	/10	390	424	150	12/	2393	2034
	342	/99	43	101	446	585	1064	2254
FT-DIDA	34 402	440 061	409	222	403	340 166	1904 2204	2481
Fr-CADD	40Z 201	004 661	11	203	102	400 104	2200	2219
Fr-HIDA	04	001 526	203	200 157	103	124	2294 1076	2148
Fr-J ODD	74 7/2	120	525	222	452	509	170	2472 76Q1
Fr-I VON	106	402 536	305	333 160	301	226	2102	2004 2316
Fr-MACH	100 0	163	305	205	37/	250	1007	2340
ar minon	0	-0J	504	205	514	510	1771	2770

2031259484996791010438817342285266211341038108699410731197996583224821872213213722652343678277204519982017195720702132833594196719031930185219832065124687223642291232322352374246713099832332225322882193233824389666812079201020401956209221798976012057199220201941207221551300910242623532385229624372529816589194818841911183319632045417290195819441947192219982022	
2285266211341038108699410731197996583224821872213213722652343678277204519982017195720702132833594196719031930185219832065124687223642291232322352374246713099832332225322882193233824389666812079201020401956209221798976012057199220201941207221551300910242623532385229624372529816589194818841911183319632045417290195819441947192219982022	1363
996583224821872213213722652343678277204519982017195720702132833594196719031930185219832065124687223642291232322352374246713099832332225322882193233824389666812079201020401956209221798976012057199220201941207221551300910242623532385229624372529816589194818841911183319632045417290195819441947192219982022	1426
678277204519982017195720702132833594196719031930185219832065124687223642291232322352374246713099832332225322882193233824389666812079201020401956209221798976012057199220201941207221551300910242623532385229624372529816589194818841911183319632045417290195819441947192219982022	1591
833594196719031930185219832065124687223642291232322352374246713099832332225322882193233824389666812079201020401956209221798976012057199220201941207221551300910242623532385229624372529816589194818841911183319632045417290195819441947192219982022	1381
124687223642291232322352374246713099832332225322882193233824389666812079201020401956209221798976012057199220201941207221551300910242623532385229624372529816589194818841911183319632045417290195819441947192219982022	1316
13099832332225322882193233824389666812079201020401956209221798976012057199220201941207221551300910242623532385229624372529816589194818841911183319632045417290195819441947192219982022	1727
9666812079201020401956209221798976012057199220201941207221551300910242623532385229624372529816589194818841911183319632045417290195819441947192219982022	1710
8976012057199220201941207221551300910242623532385229624372529816589194818841911183319632045417290195819441947192219982022	1434
1300910242623532385229624372529816589194818841911183319632045417290195819441947192219982022	1406
816589194818841911183319632045417290195819441947192219982022	1790
417 290 1958 1944 1947 1922 1998 2022	1296
	1331
265 302 1794 1773 1779 1747 1831 1864	1153
308 281 1782 1752 1762 1721 1815 1858	1129
200 449 1614 1584 1594 1554 1646 1690	961
1003 440 2476 2436 2451 2399 2505 2557	1814
992 439 2501 2469 2480 2435 2533 2577	1845
506 151 1951 1914 1927 1879 1981 2031	1291
479 336 1812 1768 1785 1729 1838 1898	1149
448 367 1767 1723 1740 1684 1793 1852	1103
451 432 1714 1667 1685 1627 1739 1801	1050
1031 1483 658 587 617 538 669 764	181
1650 1179 2844 2771 2803 2714 2855 2946	2204
1856 1926 1830 1712 1769 1636 1800 1945	1511
1780 2062 1179 1057 1116 983 1137 1286	1091
1718 1992 1181 1059 1118 984 1142 1291	1052
1649 1914 1185 1065 1123 989 1150 1297	1011
1646 1776 1577 1460 1516 1385 1550 1692	1248
1563 1795 1266 1148 1204 1072 1236 1381	1007
1629 1805 1448 1330 1387 1255 1419 1563	1157
1352 1578 1241 1130 1182 1056 1221 1357	873
944 711 2004 1934 1964 1879 2016 2106	1364
826 656 1887 1819 1848 1767 1901 1986	1241
752 1046 1195 1124 1155 1071 1206 1298	573
895 843 1746 1670 1704 1612 1754 1851	1124
1600 1736 1544 1428 1483 1353 1518 1660	1204
902 888 1691 1612 1647 1554 1698 1797	1076
705 724 1640 1573 1601 1521 1654 1739	995
678 859 1415 1348 1376 1296 1429 1516	775
696 916 1348 1279 1309 1227 1361 1449	713
697 900 1375 1307 1336 1254 1388 1477	740
816 828 1648 1574 1606 1518 1657 1751	1020
914 959 1598 1517 1553 1457 1603 1706	995
663 936 1275 1210 1238 1160 1290 1375	633
471 562 1602 1551 1571 1508 1624 1692	939
837 804 1712 1638 1670 1582 1722 1815	1082
430 479 1657 1611 1629 1570 1682 1745	993
628 826 1409 1346 1372 1296 1425 1508	762
784 718 1750 1681 1711 1628 1763 1851	1110
951 782 1924 1850 1882 1793 1933 2027	1293
724 775 1595 1526 1556 1473 1608 1696	955
811 799 1681 1609 1640 1553 1692 1784	1050

	It-MACE	It-TAOR	Lu-LUXE	Ma-BSOR	Ma-HABM	Ma-HABR	Ma-HAMI	Ma-MASE
Ab-LEFT	799	242	2745	2481	2474	2192	2321	2503
Ag-CHEL	1173	1559	2218	685	710	431	569	717
Al-AMBE	2277	2773	415	2812	2992	2854	2946	2913
Al-BAVA	2069	2532	574	2829	2998	2832	2935	2927
Al-DONA	1998	2506	255	2559	2734	2586	2682	2659
Al-GOTT	2398	2922	368	2725	2912	2801	2882	2828
Al-OSNA	2368	2905	325	2604	2793	2690	2767	2706
Al-OSTR	2110	2627	192	2582	2762	2626	2717	2683
Al-PLIE	2087	2595	259	2621	2798	2655	2749	2721
Al-SGIT	2460	2985	427	2768	2956	2849	2928	2870
Al-WUTA	1978	2486	263	2549	2723	2573	2670	2648
Au-ENZE	1969	2336	1086	3086	3235	3032	3150	3178
Au-LIEN	1808	2204	949	2885	3033	2832	2949	2976
Au-SALZ	1799	2221	827	2798	2951	2757	2871	2892
Au-VORA	1631	2057	853	2670	2817	2615	2733	2761
Bu-BALK	2496	2931	906	3265	3437	3280	3380	3364
Bu-KOTE	2519	2931	1034	3366	3535	3370	3473	3464
CH-BIVI	1971	2408	726	2864	3025	2844	2954	2960
CH-HELV	1835	2296	609	2679	2840	2661	2770	2775
CH-KLSC	1790	2251	622	2649	2808	2626	2736	2744
CH-PRSU	1/3/	2206	602	2584	2743	2561	2671	2679
CH-TESS	693	1246	1351	1799	1909	1668	1798	1875
Da-BORN	2877	3398	843	3107	3300	3212	3283	3210
Es-ASTU	1880	2452	1162	1332	1528	1479	1529	1434
ES-BEAK	1229	1//5	1525	960	1114	944	1045	1053
ES-BEJA	1231	1/8/	1452	1027	1183	1017	111/	1121
ES-DENE Es DIDA	1255	1/99	13/3	1225	1201	1097	1190	1427
ES-BIDA Es IBNE	1020	1888	1004	1525	1312	1414	1400	1427
Es-IDNE Es IBNW	1313	2071	1224	1222	1309	1239	1333	1317
ES-IDIAW	1490	1868	1039	1/38	1420	1309	1540	1547
Es-SIMA Fr-ALNO	2037	2559	137	2501	2680	25/3	2635	2602
Fr-ALSU	1918	2435	225	2301	2637	2343	2584	2562
Fr-ARIE	1229	1764	817	2001	2150	1953	2068	2092
Fr-AUXO	1781	2318	263	2243	2418	2271	2366	2343
Fr-BASO	1593	2170	1055	1351	1536	1430	1506	1453
Fr-BAZO	1727	2268	320	2182	2356	2207	2303	2281
Fr-BUGE	1671	2190	411	2304	2470	2304	2407	2401
Fr-CAUE	1447	1971	612	2158	2316	2134	2244	2253
Fr-CAUS	1380	1908	673	2107	2262	2076	2187	2201
Fr-CAUW	1408	1935	646	2120	2277	2093	2203	2214
Fr-CHAR	1682	2215	365	2216	2387	2229	2328	2315
<b>Fr-CHER</b>	1635	2183	419	2088	2259	2106	2204	2187
Fr-CORB	1307	1829	754	2105	2255	2061	2175	2197
Fr-DAUP	1627	2110	596	2458	2615	2431	2541	2552
Fr-DIBA	1746	2278	303	2259	2432	2278	2376	2358
Fr-ENCO	1681	2152	621	2541	2699	2513	2624	2636
Fr-GARD	1440	1956	635	2196	2352	2167	2277	2290
Fr-JURA	1783	2305	297	2345	2517	2361	2460	2444
Fr-LORR	1958	2489	104	2392	2570	2433	2524	2492
Fr-LYON	1627	2151	437	2249	2415	2248	2351	2346
Fr-MACH	1715	2246	336	2252	2423	2267	2366	2351

Ma-SRIF	Pl-SWIN	Po-ALGA	Po-BEIR	Po-COIM	<b>Ro-BANA</b>	<b>Ro-BIHO</b>	<b>Ro-DOBR</b>	Ro-PADU
2880	3421	2518	2616	2624	3128	3273	3432	3294
1101	2932	806	1040	1075	3182	3199	3520	3176
3152	524	2374	2085	2034	734	649	1020	606
3198	840	2420	2160	2112	659	687	994	681
2913	768	2133	1860	1811	934	900	1251	869
3037	368	2269	1961	1907	964	825	1207	763
2906	453	2143	1830	1776	1110	973	1355	911
2922	648	2145	1858	1807	946	877	1245	836
2968	680	2189	1909	1858	887	835	1195	799
3074	309	2309	1998	1944	967	815	1196	750
2904	789	2125	1854	1805	942	912	1261	882
3487	1336	2725	2509	2467	723	899	1022	941
3286	1305	2525	2312	2271	838	979	1160	1007
3195	1214	2429	2208	2166	838	952	1171	970
3073	1328	2314	2109	2069	1006	1116	1339	1131
3621	755	2842	2565	2515	232	243	545	264
3730	896	2951	2682	2633	123	278	463	333
3248	1027	2473	2232	2186	680	769	1020	781
3063	1045	2289	2051	2006	849	910	1189	911
3035	1084	2263	2029	1985	890	954	1230	956
2972	1108	2200	1968	1925	953	1012	1293	1011
2232	2069	1565	1493	1475	2035	2107	2373	2104
3384	135	2638	2313	2259	1027	811	1142	733
1607	1734	858	532	477	2297	2222	2596	2172
1370	2228	656	620	618	2549	2541	2881	2511
1433	2157	704	634	626	2477	2468	2809	2438
1504	2080	764	662	648	2398	2388	2729	2358
1657	1732	879	606	560	2193	2143	2507	2101
1607	1926	845	681	655	2265	2248	2594	2216
1601	1834	822	593	556	2246	2210	2567	2171
1825	1758	1061	876	843	2054	2044	2385	2014
2845	721	2067	1784	1733	1014	955	1320	916
2819	840	2039	1769	1720	1027	998	1347	968
2406	1531	1655	1473	1438	1572	1613	1912	1601
2601	990	1821	1556	1508	1245	1216	1566	1183
1689	1/13	910	646	602	2158	2112	2474	2070
2542	1052	1763	1502	1454	1304	1279	1627	1248
2679	108/	1903	1659	1614	118/	1194	1520	11/3
2550	1311	1783	1567	1527	1366	1395	1704	1380
2503	13/8	1739	1533	1495	1430	1462	1/68	1449
2513	1350	1/48	1538	1498	1410	1440	1/48	1425
2585	1082	1807	1555	1509	1208	1258	1597	1231
2454	1154	10/5	1423	1577	1397	15/9	1723	1349
2507	1451	1/51	1559	1922	1404	1508	1805	1498
2848	11/8	2079	1854	1812	1083	1100	1423	1151
2023	101/	1044	1303	1338	1223	1207	1331	11/ð 1060
2931	1220	2102 1925	1700	1093	1007	1009	154/	1008
2390	075	1023	1672	1575	1341	13/8	1000	1000
2710	213	1751	1673	1623	1139	1120	1400	1079
2131	0U/ 1121	1938	10//	102/	1118	1005	1427	1020
2020	1131	1030	1010	1505	1243	1230	1577	1230
2019	1040	1041	1380	1559	1232	1219	1300	1193

Ab-LEFT         3233         2184         2267         3539         1509         788         3992	2024	
	3824	4332
Ag-CHEL         3295         2400         2565         2945         309         2414         4456	4272	4822
Al-AMBE         821         885         938         685         2466         2761         2093	1925	2433
Al-BAVA 770 557 607 1013 2366 2453 1998	1820	2354
Al-DONA 1037 758 858 894 2179 2552 2294	2119	2645
Al-GOTT 1034 1149 1217 463 2485 2985 2293	2133	2619
Al-OSNA 1182 1226 1309 489 2405 3017 2441	2282	2767
Al-OSTR 1040 885 977 763 2252 2687 2309	2138	2653
Al-PLIE         985         811         898         811         2261         2631         2251	2078	2598
Al-SGIT 1031 1200 1263 401 2541 3044 2282	2125	2604
Al-WUTA         1045         743         846         915         2162         2532         2300	2125	2652
Au-ENZE         824         277         144         1525         2460         2070         1788	1604	2154
Au-LIEN         948         112         157         1482         2267         2016         1982	1798	2348
Au-SALZ         951         185         281         1385         2213         2085         2045	1861	2411
Au-VORA         1119         173         338         1488         2056         1957         2195	2011	2561
Bu-BALK         329         854         810         956         2823         2746         1595	1425	1941
Bu-KOTE         238         839         766         1097         2888         2697         1472	1298	1824
CH-BIVI         795         373         414         1204         2336         2281         1957	1775	2320
CH-HELV         963         391         497         1203         2162         2240         2142	1960	2504
CH-KLSC         1005         371         490         1240         2122         2201         2174	1992	2537
CH-PRSU         1068         395         529         1257         2058         2181         2239	2057	2602
CH-TESS         2149         1160         1316         2159         1029         1626         3225	3041	3591
Da-BORN         1048         1532         1562         121         2944         3419         2188	2053	2475
<b>Es-ASTU</b> 2393 1886 2046 1687 1457 2978 3661	3488	4007
<b>Es-BEAR</b> 2659 1868 2038 2236 716 2433 3869	3687	4231
<b>Es-BEJA</b> 2587 1803 1973 2166 768 2419 3799	3617	4161
<b>Es-BENE</b> 2507 1731 1902 2092 827 2403 3721	3539	4083
<b>Es-BIDA</b> 2295 1691 1856 1715 1271 2714 3550	3373	3903
<b>Es-IBNE</b> 2374 1635 1805 1937 976 2442 3598	3417	3959
<b>Es-IBNW</b> 2351 1687 1855 1828 1132 2609 3595	3416	3951
<b>Es-SIMA</b> 2163 1420 1590 1785 1099 2341 3382	3201	3743
<b>Fr-ALNO</b> 1111 875 979 825 2168 2642 2377	2205	2724
<b>Fr-ALSU</b> 1131 768 885 953 2082 2512 2384	2209	2737
<b>Fr-ARIE</b> 1686 828 999 1624 1440 1988 2846	2663	3211
<b>Fr-AUXO</b> 1350 872 1012 1071 1884 2477 2599	2422	2953
<b>Fr-BASQ</b> 2261 1646 1811 1/02 1261 26/3 3513	3336	3867
<b>FF-BAZO</b> 1410 890 1036 1127 1819 2447 2655	2478	3010
<b>FF-BUGE</b> 1297 693 841 1194 1860 2301 2518	2338	2877
<b>FF-CAUE</b> 14/9 /15 881 1411 1654 2128 266/	2484	3030
<b>Fr-CAUS</b> 1543 /46 915 1475 1587 2085 2725	2540	3080
<b>Fr-CAUW</b> 1523 /42 909 1448 1610 2108 2/0/	2525	3070
<b>FT-CHAR</b> 15/0 $808$ $937$ $11/0$ $1814$ $23/1$ $2011$ <b>FT-CHAR</b> 15/0 $020$ $1074$ $1224$ $1712$ $2202$ $2742$	2432	2908
<b>FF-CHER</b> 1304         920         10/4         1224         1/15         2595 $2/42$ <b>Fr CODD</b> 1579         720         900         1552         1549         2002         2729	2303	2102
<b>FT-CORD</b> $13/8$ $729$ $899$ $1335$ $1348$ $2005$ $2738$ <b>FT-CORD</b> $1107$ $459$ $611$ $1212$ $1029$ $2124$ $2269$	2334	2722
<b>FI-DAUF</b> 1197         438         011         1515         1928         2154         2508 <b>Fr DIDA</b> 1222         917         060         1107         1974         2422         2574	2100	2732
<b>FI-DIDA</b> 1552 $817$ $900$ $1107$ $1874$ $2425$ $2574$ <b>Fr ENCO</b> 1122         204         540         1300         2004         2130         2285	2390	2930
$r_1 - Larco$ $1122$ $574$ $540$ $1500$ $2004$ $2159$ $2265$ $FrCARD$ $1455$ $667$ $824$ $1427$ $1674$ $2002$ $2622$	2103 2450	2049 2004
Introduct       1435 $007$ $034$ $1427$ $1074$ $2095$ $2032$ Fr-IIIRA       1246       752       888       1078       1043       2414       2486	2430 2308	2990
Fr-LORR         1210         752         000         1070         1745         2414         2480           Fr-LORR         1217         800         1018         805         2064         2608         2490	2300	2042
Fr-LONN         1217         077         1016         075         2004         2006         2480           Fr-LYON         1354         722         875         1231         1804         2284         2572	2301	2029
Fr-MACH         1340         796         941         1138         1853         2389         2577	2398	2932

<b>Tu-PONW</b>	<b>UK-DORS</b>	UK-GLOU	UK-LEIC	UK-LINC	UK-MIDL	UK-MULL	UK-RAAS	UK-SOME	UK-YORK
3630	2752	2883	2968	3037	2935	3396	3503	2825	3171
4063	1787	1922	2026	2102	2000	2223	2307	1854	2205
1741	1062	1019	975	958	969	1408	1482	1050	1013
1621	1209	1202	1182	1184	1168	1660	1745	1216	1263
1925	886	878	862	868	847	1351	1441	892	957
1961	910	835	769	736	771	1150	1217	879	766
2109	777	694	624	588	627	1005	1074	741	618
1950	847	818	788	783	777	1257	1341	842	860
1887	912	890	863	861	851	1336	1421	910	939
1956	945	863	792	753	796	1149	1211	910	773
1930	886	882	868	875	851	1360	1450	894	966
1395	1668	1688	1685	1697	1666	2183	2272	1689	1789
1588	1497	1528	1533	1552	1512	2040	2134	1524	1651
1653	1376	1405	1410	1428	1389	1917	2011	1402	1529
1802	1339	1384	1402	1429	1378	1917	2016	1373	1539
1239	1560	1521	1476	1456	1470	1891	1958	1550	1503
1107	1690	1656	1615	1597	1608	2037	2105	1683	1647
1570	1331	1340	1331	1339	1314	1823	1912	1346	1428
1755	1174	1195	1196	1213	1176	1701	1794	1196	1311
1786	1169	1195	1200	1220	1179	1708	1803	1193	1321
1851	1124	1156	1165	1188	1143	1678	1774	1151	1294
2831	1326	1453	1535	1604	1502	1983	2092	1398	1738
1913	1273	1163	1072	1013	1087	1282	1311	1223	979
3296	525	619	711	777	695	827	917	562	850
3481	1079	1216	1320	1397	1293	1564	1658	1148	1505
3411	1015	1153	1257	1334	1229	1516	1611	1084	1444
3334	947	1087	1191	1268	1162	1468	1565	1018	1380
3175	534	665	769	844	743	1020	1119	598	947
3213	796	936	1039	1117	1010	1337	1438	867	1231
3215	657	793	897	973	870	1161	1260	725	1081
2997	707	848	947	1023	915	1317	1423	782	1148
2014	785	767	745	749	731	1231	1319	785	835
2013	814	818	811	826	793	1313	1407	825	924
2455	930	1032	1095	1153	1063	1590	1698	991	1286
2225	642	675	693	725	668	1211	1311	668	843
3137	527	662	766	842	739	1040	1141	594	949
2279	617	663	691	730	664	1209	1312	649	852
2135	814	860	883	917	858	1401	1503	847	1035
2278	859	937	983	1031	953	1496	1602	909	1158
2333	873	959	1011	1063	981	1520	1627	927	1192
2318	859	942	992	1042	962	1502	1609	911	1171
2231	699	748	777	815	750	1295	1398	734	936
2363	598	666	709	757	680	1223	1329	642	886
2347	945	1036	1090	1143	1060	1596	1704	1001	1274
1979	1050	1096	1116	1147	1092	1634	1734	1084	1261
2197	693	730	750	784	726	1268	1369	721	901
1896	1114	1153	1167	1194	1144	1682	1781	1144	1303
2243	908	983	1027	1073	998	1541	1647	956	1200
2109	768	797	808	835	786	1323	1422	793	947
2114	693	689	679	692	661	1180	1273	700	791
2189	788	842	872	910	845	1390	1493	825	1031
2198	711	754	777	812	752	1295	1397	743	931

	Ab-LEFT	Ag-CHEL	Al-AMBE	Al-BAVA	Al-DONA	Al-GOTT	Al-OSNA	Al-OSTR
Fr-NORM	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-OISA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-PRFR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-QUER	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-RODE	0	0	0	0	0	0	0	0
Gl-JAME	0	0	0	0	0	0	0	0
Gr-EPIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-BAKO	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-VILL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAGL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAMA	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CETO	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CORF	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FAIT	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FILE	0	0	0	0	0	0	0	0
It-LOMB	0	0	0	0	0	0	0	0
It-MACE	0	0	0	0	0	0	0	0
It-IAOK	0	0	0	0	0	0	0	0
LU-LUAE Ma RSOR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-DSUK Ma HADM	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HADK Ma-HAMI	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-MASE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-SRIF	0	0	0	0	0	0	0	0
PI-SWIN	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-ALGA	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-BEIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-COIM	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-BANA	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-BIHO	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Ro-DOBR</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-PADU	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Ro-PERS</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-FATR	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-KSLO	0	0	0	0	0	0	0	0
Su-SKAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Ts-ZAGH	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-LYCI	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAK	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-PONE	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-PONW	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-DORS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-GLOU	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LEIC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LINC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MIDL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-WULL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-KAAS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-SOME	0	0	0	0	0	0	0	0
OR-IOKK	0	0	0	0	0	0	U	0

Al-PLIE	Al-SGIT	Al-WUTA	Au-ENZE	Au-LIEN	Au-SALZ	Au-VORA	<b>Bu-BALK</b>	<b>Bu-KOTE</b>
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	ů 0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	<b>CH-BIVI</b>	CH-HELV	CH-KLSC	CH-PRSU	CH-TESS	Da-BORN	Es-ASTU	Es-BEAR
Fr-NORM	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-OISA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-PRFR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-QUER	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-RODE	0	0	0	0	0	0	0	0
Gl-JAME	0	0	0	0	0	0	0	0
Gr-EPIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-BAKO	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-VILL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAGL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAMA	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CETO	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CORF	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FAIT	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FILE	0	0	0	0	0	0	0	0
It-LOMB	0	0	0	0	0	0	0	0
It-MACE	0	0	0	0	0	0	0	0
It-IAOK	0	0	0	0	0	0	0	0
LU-LUAE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-DSUK Ma HADM	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HADK Ma-HAMI	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-MASE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-SRIF	0	0	0	0	0	0	0	0
PI-SWIN	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-ALGA	0	0	0	0	0	0	ů 0	0
Po-BEIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-COIM	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-BANA	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-BIHO	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Ro-DOBR</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-PADU	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Ro-PERS</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-FATR	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-KSLO	0	0	0	0	0	0	0	0
Su-SKAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Ts-ZAGH	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-LYCI	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAK	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-PONE	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-PONW	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-DORS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-GLOU	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LEIC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LINC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MIDL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-WIULL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-KAAS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-SOME	0	0	0	0	0	0	0	0
OR-TOKK	0	0	0	0	0	0	0	0

Es-BEJA	<b>Es-BENE</b>	Es-BIDA	Es-IBNE	Es-IBNW	Es-SIMA	Fr-ALNO	Fr-ALSU	Fr-ARIE
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Fr-AUXO	Fr-BASQ	Fr-BAZO	Fr-BUGE	Fr-CAUE	Fr-CAUS	Fr-CAUW	Fr-CHAR
Fr-NORM	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-OISA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-PRFR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-QUER	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-RODE	0	0	0	0	0	0	0	0
Gl-JAME	0	0	0	0	0	0	0	0
Gr-EPIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-BAKO	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-VILL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAGL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAMA	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CETO	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CORF	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FAIT	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FILE	0	0	0	0	0	0	0	0
It-LOMB	0	0	0	0	0	0	0	0
It-MACE	0	0	0	0	0	0	0	0
It-TAOR	0	0	0	0	0	0	0	0
Lu-LUXE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-BSOR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABM	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HAMI	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-MASE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-SRIF	0	0	0	0	0	0	0	0
PI-SWIN	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-ALGA	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-BEIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-COIM	0	0	0	0	0	0	0	0
RO-BANA	0	0	0	0	0	0	0	0
RO-BIHU	0	0	0	0	0	0	0	0
RO-DUBK	0	0	0	0	0	0	0	0
RO-FADU Do DEDS	0	0	0	0	0	0	0	0
RU-FERS	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-FAIR	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-KSLU Su SKAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Te-ZACH	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAK	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAN	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-PONW	0	0	0	0	0	0	ů 0	0
UK-DORS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-GLOU	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LEIC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LINC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MIDL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MULL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-RAAS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-SOME	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-YORK	0	0	0	0	0	0	0	0

<b>Fr-CHER</b>	Fr-CORB	Fr-DAUP	Fr-DIBA	Fr-ENCO	Fr-GARD	Fr-JURA	Fr-LORR	Fr-LYON
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	ů 0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Fr-MACH	Fr-NORM	Fr-OISA	Fr-PRFR	Fr-QUER	Fr-RODE	GI-JAME	Gr-EPIR
Fr-NORM	0	0	840	667	593	584	1752	2670
Fr-OISA	0	0	0	203	466	405	2312	2225
Fr-PRFR	0	0	0	0	443	375	2115	2387
Fr-QUER	0	0	0	0	0	68	2303	2113
Fr-RODE	0	0	0	0	0	0	2270	2151
Gl-JAME	0	0	0	0	0	0	0	4414
Gr-EPIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-BAKO	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-VILL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAGL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAMA	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CETO	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CORF	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FAIT	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FILE	0	0	0	0	0	0	0	0
It-LOMB	0	0	0	0	0	0	0	0
It-MACE	0	0	0	0	0	0	0	0
It-TAOR	0	0	0	0	0	0	0	0
Lu-LUXE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-BSOR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABM	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HAMI	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-MASE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-SRIF	0	0	0	0	0	0	0	0
PI-SWIN	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-ALGA	0	0	0	0	0	0	0	0
PO-BEIR		0	0	0	0	0	0	0
PO-COINI Do DANA		0	0	0	0	0	0	0
RO-DAINA Po BIHO		0	0	0	0	0	0	0
R0-BIHU Bo DOPD	0	0	0	0	0	0	0	0
RO-DOBK Ro-PADII		0	0	0	0	0	0	0
Ro-PERS		0	0	0	0	0	0	0
SI-FATR		0	0	0	0	0	0	0
SI-KSLO	0	0	0	0	0	0	0	0
Su-SKAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Ts-ZAGH	0	0	ů 0	ů 0	0	ů 0	0	0
Tu-LYCI	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAK	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-PONE	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Tu-PONW</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-DORS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-GLOU	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LEIC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LINC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MIDL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MULL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-RAAS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-SOME	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-YORK	0	0	0	0	0	0	0	0

Ho-BAKO	Ho-VILL	It-CAGL	It-CAMA	It-CETO	It-CORF	It-FAIT	It-FILE	It-LOMB
1259	1237	1786	1689	1733	1621	1780	1899	1249
428	547	1589	1541	1560	1500	1613	1678	925
628	607	1691	1631	1656	1583	1709	1787	1036
784	1007	1310	1235	1268	1179	1319	1415	695
744	943	1366	1294	1325	1239	1376	1469	740
2705	2326	3534	3433	3480	3362	3524	3648	2991
1989	2551	1003	1125	1066	1200	1046	896	1423
0	563	1542	1527	1530	1506	1581	1608	916
0	0	2063	2032	2042	2000	2095	2138	1408
0	0	0	122	63	197	63	116	664
0	0	0	0	59	76	91	233	624
0	0	0	0	0	134	53	176	637
0	0	0	0	0	0	166	309	594
0	0	0	0	0	0	0	150	690
0	0	0	0	0	0	0	0	753
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	It-MACE	It-TAOR	Lu-LUXE	Ma-BSOR	Ma-HABM	Ma-HABR	Ma-HAMI	Ma-MASE
Fr-NORM	1828	2397	472	1938	2123	2009	2090	2040
Fr-OISA	1613	2090	637	2479	2635	2447	2559	2573
Fr-PRFR	1720	2223	436	2417	2582	2412	2517	2514
Fr-QUER	1345	1885	700	2013	2170	1986	2096	2107
Fr-RODE	1400	1934	647	2075	2232	2051	2160	2169
Gl-JAME	3577	4149	1681	3119	3316	3335	3357	3213
Gr-EPIR	953	467	2783	2706	2707	2424	2555	2732
Ho-BAKO	1554	1940	1051	2736	2874	2658	2780	2824
Ho-VILL	2080	2496	847	3015	3175	2993	3103	3111
It-CAGL	50	626	2009	1800	1844	1564	1702	1846
It-CAMA	172	741	1932	1695	1746	1469	1607	1744
It-CETO	113	686	1966	1747	1795	1517	1655	1795
It-CORF	247	817	1874	1641	1699	1425	1562	1693
It-FAIT	102	652	2017	1740	1782	1502	1640	1785
It-FILE	71	510	2114	1872	1906	1624	1761	1913
It-LOMB	688	1196	1385	1973	2079	1832	1964	2047
It-MACE	0	579	2044	1842	1883	1602	1740	1887
It-TAOR	0	0	2580	2243	2241	1958	2089	2268
Lu-LUXE	0	0	0	2404	2587	2460	2547	2506
Ma-BSOR	0	0	0	0	199	328	265	103
Ma-HABM	0	0	0	0	0	284	154	103
Ma-HABR	0	0	0	0	0	0	138	317
Ma-HAMI	0	0	0	0	0	0	0	215
Ma-MASE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-SKIF	0	0	0	0	0	0	0	0
PI-SWIN	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-ALGA	0	0	0	0	0	0	0	0
PO-BEIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Po RANA	0	0	0	0	0	0	0	0
RO-BIHO	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-DOBR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-PADU	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-PERS	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-FATR	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-KSLO	0	0	0	0	0	0	0	0
Su-SKAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Ts-ZAGH	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-LYCI	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAK	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAN	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Tu-PONE</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Tu-PONW</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-DORS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-GLOU	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LEIC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LINC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MIDL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MULL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-RAAS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-SOME	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-YORK	0	0	0	0	0	0	0	0

Ma-SRIF	Pl-SWIN	Po-ALGA	Po-BEIR	Po-COIM	<b>Ro-BANA</b>	Ro-BIHO	<b>Ro-DOBR</b>	Ro-PADU
2267	1137	1491	1200	1148	1599	1535	1904	1490
2872	1206	2105	1884	1843	1078	1139	1418	1137
2795	1051	2019	1776	1731	1079	1097	1414	1081
2409	1420	1645	1442	1404	1515	1540	1853	1524
2467	1361	1701	1490	1450	1448	1472	1785	1456
3246	1312	2658	2329	2280	2226	2004	2303	1926
3112	3432	2718	2795	2799	3069	3228	3360	3256
3150	1515	2406	2222	2185	1102	1242	1421	1267
3399	1047	2625	2382	2336	557	679	892	704
2229	2725	1739	1794	1796	2620	2718	2951	2722
2127	2655	1621	1672	1674	2588	2677	2923	2678
2179	2686	1679	1732	1734	2599	2693	2932	2696
2075	2599	1554	1599	1601	2556	2638	2892	2638
2169	2737	1686	1749	1753	2652	2746	2985	2749
2297	2826	1832	1899	1903	2694	2800	3023	2807
2408	2081	1746	1671	1653	1965	2056	2299	2059
2270	2758	1787	1844	1846	2637	2738	2967	2745
2646	3274	2276	2377	2385	3042	3173	3356	3189
2738	736	1962	1671	1619	1138	1063	1434	1018
438	3049	476	814	868	3484	3455	3809	3417
407	3240	675	1012	1066	3654	3632	3982	3596
688	3143	685	1006	1055	3491	3485	3824	3454
561	3218	699	1033	1085	3594	3582	3925	3548
384	3152	578	914	969	3583	3556	3909	3518
0	3340	779	1076	1130	3846	3800	4163	3756
0	0	2585	2266	2211	927	723	1075	646
0	0	0	338	391	3066	3022	3384	2979
0	0	0	0	55	2794	2734	3103	2688
0	0	0	0	0	2744	2682	3052	2636
0	0	0	0	0	0	234	340	307
0	0	0	0	0	0	0	382	78
0	0	0	0	0	0	0	0	446
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	<b>Ro-PERS</b>	SI-FATR	SI-KSLO	Su-SKAN	Ts-ZAGH	Tu-LYCI	Tu-POAK	Tu-POAN	Tu-PONE
Fr-NORM	1697	1256	1404	1148	1739	2696	2962	2789	3310
Fr-OISA	1193	418	574	1345	1934	2098	2351	2168	2715
Fr-PRFR	1190	597	738	1175	1952	2285	2403	2223	2763
Fr-QUER	1628	839	1007	1507	1509	2107	2814	2632	3178
Fr-RODE	1560	790	957	1453	1577	2129	2750	2568	3113
GI-JAME	2239	2617	2685	1112	3344	4387	3268	3159	3500
Gr-EPIR	3170	2138	2204	3562	1725	551	3858	3694	4189
Ho-BAKO	1211	153	286	1680	2059	1777	2196	2012	2561
Ho-VILL	671	414	390	1235	2475	2314	1807	1625	2170
It-CAGL	2733	1690	1821	2817	826	1299	3707	3526	4067
It-CAMA	2702	1672	1810	2740	732	1413	3708	3526	4071
It-CETO	2713	1676	1811	2774	779	1356	3703	3522	4065
It-CORF	2670	1648	1791	2681	692	1477	3694	3511	4058
It-FAIT	2766	1728	1862	2825	764	1356	3752	3571	4114
It-FILE	2807	1758	1883	2921	889	1220	3754	3575	4113
It-LOMB	2079	1056	1202	2187	1168	1479	3111	2927	3475
It-MACE	2749	1703	1831	2852	864	1254	3710	3530	4070
It-IAOR	3150	2093	2192	3382	1268	949	3979	3806	4326
LU-LUXE	1231	993	1106	808	2119	2/11	2501	2330	2845
Ma-BSOR	3591	2828	2998	3015	987	3091	4820	4639	5180
Ma-HABM Ma HABD	3/03 2601	2972	3141 2021	5210 2120	1019	3120 2826	4982	4800	5162
Ma-HABR	2704	2/04	2931	2107	139	2830	4/98	4015	5102
Ma-HAMI Ma MASE	3704 2600	2003	3032 2097	2119	870 1025	2972	4910	4727	5275
Ma-MASE Ma SDIE	3090	2910	3007	3110	1023	2515	5105	4733 5016	5552
PL-SWIN	050	1307	1/20	201	2850	3285	2141	1008	2440
	3170	2480	2650	201	1030	3030	2141 4417	1990	2440 1773
Po-BEIR	2894	2480	2030	2044	1030	3050	4417	3078	4775
Po-COIM	2874	2200	2447	2162	1200	3045	4105	3929	4455
Ro-BANA	115	949	865	1126	3011	2784	1364	1193	1711
Ro-BIHO	237	1091	1034	917	3049	2969	1468	1310	1796
Ro-DOBR	226	1269	1166	1256	3351	3044	1086	931	1416
Ro-PADU	315	1118	1072	839	3032	3009	1532	1377	1856
Ro-PERS	0	1058	967	1153	3126	2875	1271	1104	1613
SI-FATR	0	0	170	1570	2183	1911	2065	1881	2431
SI-KSLO	0	0	0	1612	2343	1937	1910	1726	2275
Su-SKAN	0	0	0	0	2884	3438	2308	2171	2596
Ts-ZAGH	0	0	0	0	0	2106	4248	4064	4614
Tu-LYCI	0	0	0	0	0	0	3420	3265	3735
Tu-POAK	0	0	0	0	0	0	0	184	366
Tu-POAN	0	0	0	0	0	0	0	0	550
Tu-PONE	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Tu-PONW</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-DORS	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-GLOU	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LEIC	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LINC	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MIDL	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MULL	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-RAAS	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-SOME	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-YORK	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Tu-PONW</b>	<b>UK-DORS</b>	UK-GLOU	UK-LEIC	UK-LINC	UK-MIDL	UK-MULL	UK-RAAS	UK-SOME	UK-YORK
----------------	----------------	---------	---------	---------	---------	---------	---------	---------	---------
2596	252	326	388	451	356	887	994	295	585
1961	1091	1138	1159	1190	1135	1677	1777	1126	1304
2020	915	950	964	992	941	1480	1579	943	1103
2425	822	918	978	1034	947	1478	1586	880	1166
2362	822	910	963	1016	933	1470	1577	877	1147
3049	1616	1477	1383	1310	1416	1076	999	1540	1179
3506	2848	2974	3054	3120	3021	3503	3611	2920	3254
1803	1511	1565	1588	1618	1563	2105	2205	1549	1731
1420	1469	1471	1455	1459	1440	1938	2023	1481	1541
3319	1926	2061	2151	2224	2118	2558	2664	2001	2356
3318	1821	1958	2050	2123	2017	2447	2553	1896	2254
3314	1870	2006	2097	2169	2064	2499	2606	1945	2301
3303	1750	1887	1979	2053	1946	2373	2479	1825	2184
3364	1913	2049	2141	2214	2108	2539	2644	1988	2345
3369	2041	2176	2266	2338	2233	2674	2780	2116	2470
2718	1440	1559	1635	1699	1602	2102	2211	1509	1834
3323	1971	2106	2195	2267	2162	2605	2711	2045	2399
3607	2548	2681	2769	2840	2736	3184	3290	2622	2973
2142	655	631	609	613	595	1097	1188	651	704
4434	1835	1945	2041	2109	2023	2070	2129	1885	2178
4595	2027	2140	2237	2305	2218	2269	2327	2078	2376
4408	1945	2069	2169	2241	2147	2268	2337	2004	2326
4520	2012	2131	2230	2300	2209	2298	2362	2067	2379
4530	1938	2048	2144	2211	2126	2168	2225	1988	2280
4814	2129	2224	2312	2372	2298	2249	2290	2169	2423
1849	1216	1116	1032	979	1043	1295	1335	1171	963
4038	1369	1475	1569	1635	1552	1600	1663	1416	1703
3780	1053	1151	1242	1305	1226	1265	1331	1094	1368
3732	999	1096	1187	1250	1172	1214	1282	1040	1313
1007	1792	1753	1707	1686	1702	2114	2178	1782	1728
1143	1704	1648	1591	1561	1590	1961	2018	1685	1588
774	2081	2028	1972	1942	1971	2338	2391	2064	1968
1215	1652	1591	1531	1499	1531	1892	1947	1630	1522
927	1884	1839	1789	1764	1785	2180	2240	1871	1800
1672	1507	1547	1560	1584	1537	2073	2169	1538	1689
1517	1652	1684	1690	1709	1669	2198	2291	1680	1808
2029	1185	1070	976	912	992	1164	1192	1131	870
3854	1771	1912	2015	2092	1986	2280	2373	1843	2207
3089	2906	3017	3083	3141	3052	3570	3680	2972	3273
394	3154	3109	3056	3028	3054	3421	3471	3142	3054
210	2985	2943	2893	2867	2889	3269	3322	2974	2897
760	3495	3444	3387	3355	3386	3731	3775	3480	3374
0	2797	2760	2713	2690	2708	3104	3161	2789	2726
0	0	142	244	321	215	664	773	75	442
0	0	0	104	181	79	560	668	68	301
0	0	0	0	77	33	518	622	172	204
0	0	0	0	0	108	489	587	249	134
0	0	0	0	0	0	545	649	146	237
0	0	0	0	0	0	0	109	599	397
0	0	0	0	0	0	0	0	708	484
0	0	0	0	0	0	0	0	0	367
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Ab-LEFT	Ag-CHEL	Al-AMBE	Al-BAVA	Al-DONA	Al-GOTT	Al-OSNA
Acanthopleuroceras? sp.nov.2	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras actaeon	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras alisiense	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras arietiforme	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras carinatum	0	0	0	1	0	0	0
Acanthopleuroceras maugenesti	0	0	0	1	0	0	1
Acanthopleuroceras s p.1	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras valdani	0	0	0	0	0	0	1
Aegoceras artygyrus	0	0	0	0	0	0	0
Aegoceras capricornus	0	0	1	0	0	0	1
Aegoceras lataecosta	0	0	0	0	0	0	0
Aegoceras maculatum	0	0	0	0	0	0	1
Aegoceras sparsicosta	0	0	0	0	0	0	0
Aegolytoceras varicosum	0	0	0	0	0	0	0
Apoderoceras aculeatum	0	0	0	0	0	0	0
Audaxlytoceras audax	0	0	0	0	0	0	0
Baltzerites baltzeri	0	0	0	0	0	0	0
Beaniceras centaurus	0	0	0	0	0	1	1
Beaniceras crassum	0	0	0	0	0	0	1
Beaniceras luridum	0	0	0	0	0	0	0
Beaniceras rotondum	0	0	0	0	0	0	0
Becheiceras bechei	0	0	0	1	0	0	0
Bettoniceras? perisphinctoides	0	0	0	0	0	0	0
Bettoniceras italicum	0	0	0	0	0	0	0
Bifericeras donovani	0	0	0	0	0	0	0
Calaiceras calais	0	0	0	0	0	0	0
Caleites calensis	0	0	0	0	0	0	0
Calliphylloceras bicicolae	0	1	0	0	0	0	0
Capreoliceras asagensis	0	0	0	0	0	0	0
Castanayiceras canavarii	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras catriense	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras cf. campiliense	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras galaczi	0	0	0	1	0	0	0
Coeloceras pettos	0	0	0	0	0	0	0
Coeloceras pettos sensu G	1	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras biruga	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras micromphala	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras ponticum	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras rugosa	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? laevigatus sensu RG	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? sp.nov.1	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites globosus	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras amaltheiforme	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras dayiceroides	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras nanum	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras polymorphoides	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras renzi	0	0	0	0	0	0	0
Dayıceras splendens	0	0	0	0	0	0	0
Diaphorites vetulonius	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras? sp.	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras dubari		0	0	1	0	0	0
Dubariceras inaequicosta	0	0	0	0	0	0	0
Loaeroceras? lina		U	U	0	U	0	0
Epiaeroceras? cantianense	0	U	0	0	U	0	0
Epideroceras? nodofissum	0	0	0	0	0	0	0

Matrice de présence/absence recensant les 1765 occurrences des 214 espèces d'ammonites carxiennes au sein des 104 localités fossilifères.

Al-OSTR	Al-PLIE	Al-SGIT	Al-WUTA	Au-ENZE	Au-LIEN	Au-SALZ	Au-VORA	Bu-BALK
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	1	0	0
0	1	0	1	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	1	1	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	1	1	0	0	0	1
0	1	0	1	0	0	1	0	1
0	1	0	1	0	0	0	1	1
0	0	1	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	1	1	0	1
0	1	1	1	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	l	0	0
0	1	0	l	0	0	0	l	l
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	ů 0	0	0	0 0	0 0	0
0	1	ů 0	ů 0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0

	Bu-KOTE	CH-BIVI	CH-HELV	CH-KLSC	CH-PRSU	CH-TESS	Da-BORN
Acanthopleuroceras? sp.nov.2	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras actaeon	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras alisiense	0	0	0	0	1	0	0
Acanthopleuroceras arietiforme	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras maugenesti	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras s p.1	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras valdani	0	0	0	0	0	0	1
Aegoceras artygyrus	0	0	0	0	0	0	0
Aegoceras capricornus	0	0	0	1	0	1	0
Aegoceras lataecosta	0	0	0	0	0	0	0
Aegoceras maculatum	0	0	0	1	0	0	0
Aegoceras sparsicosta	0	0	0	0	0	0	0
Aegolytoceras varicosum	0	0	0	0	0	0	0
Apoderoceras aculeatum	1	0	0	0	0	0	1
Audaxlytoceras audax	0	0	0	0	0	1	0
Baltzerites baltzeri	0	0	0	0	0	0	0
Beaniceras centaurus	0	0	0	0	0	0	0
Beaniceras crassum	0	1	0	1	1	0	0
Beaniceras luridum	0	0	0	0	0	0	0
Beaniceras rotondum	0	1	0	0	0	0	0
Becheiceras bechei	0	0	0	0	0	1	0
Bettoniceras? perisphinctoides	0	0	0	0	0	0	0
Bettoniceras italicum	0	0	0	0	0	1	0
Bifericeras donovani	0	0	0	0	0	0	0
Calaiceras calais	0	0	0	0	0	1	0
Caleites calensis	0	0	0	0	0	0	0
Calliphylloceras bicicolae	1	1	0	0	0	1	0
Capreoliceras asagensis	0	0	0	0	0	0	0
Castanayiceras canavarii	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras catriense	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras cf. campiliense	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras galaczi	0	0	0	0	0	0	0
Coeloceras pettos	0	0	0	0	0	0	1
Coeloceras pettos sensu G	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras biruga	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras micromphala	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras ponticum	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras rugosa	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? laevigatus sensu RG	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? sp.nov.1	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites globosus	0	1	0	0	0	0	0
Dayiceras amaltheiforme	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras dayiceroides	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras nanum	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras polymorphoides	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras renzi	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras splendens	0	0	0	0	0	0	0
Diaphorites vetulonius	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras? sp.	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras dubari	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras inaequicosta	0	0	0	0	0	1	0
Eoderoceras? lina	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? cantianense	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? nodofissum	0	0	0	0	0	0	0

Es-ASTU	Es-BEAR	Es-BEJA	Es-BENE	Es-BIDA	Es-IBNE	Es-IBNW	Es-SIMA	Fr-ALNO
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	1	0	1	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	1	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	ů 0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
U	U	0	0	U	U	0	0	U

	Fr-ALSU	Fr-ARIE	Fr-AUXO	Fr-BASQ	Fr-BAZO	<b>Fr-BUGE</b>	Fr-CAUE
Acanthopleuroceras? sp.nov.2	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras actaeon	0	0	1	0	0	0	0
Acanthopleuroceras alisiense	0	1	1	0	1	1	1
Acanthopleuroceras arietiforme	0	1	0	0	0	0	1
Acanthopleuroceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras maugenesti	0	0	1	0	1	0	1
Acanthopleuroceras s p.1	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras valdani	0	1	1	0	0	1	1
Aegoceras artygyrus	0	0	1	0	1	0	1
Aegoceras capricornus	0	1	1	1	1	1	1
Aegoceras lataecosta	0	1	1	0	0	0	1
Aegoceras maculatum	0	1	1	1	1	1	1
Aegoceras sparsicosta	0	0	1	1	1	0	1
Aegolytoceras varicosum	0	0	0	0	0	0	0
Apoderoceras aculeatum	0	0	0	0	0	0	0
Audaxlytoceras audax	0	0	0	0	0	0	0
Baltzerites baltzeri	0	ů 0	0	ů 0	0	0	0
Beaniceras centaurus	0	0	1	0	ů 0	0	1
Beaniceras crassum	Ő	0	1	1	1	0	1
Beaniceras luridum	0	0	1	0	1	0	0
Beaniceras rotondum	0	1	1	0	1	0	1
Becheiceras bechei	0 0	1	1	0	1	1	1
Bettoniceras? perisphinctoides	0	0	0	0	0	0	0
Bettoniceras italicum	0	0	0	0	0	0	0
Bifericeras donovani	0	0	0	0	0	0	0
Calaiceras calais	0	0	0	0	0	0	0
Caleites calensis	0	0	0	0	0	0	0
Callinhylloceras hicicolae	0	0	0	0	0	0	0
Canreoliceras asagensis	0	0	0	0	0	0	0
Castanaviceras canavarii	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras catriense	0	0	0	0	ů 0	0	0
Catriceras cf campiliense	0	0	0	0	ů 0	0	0
Catriceras galaczi	0	0	0	0	ů 0	0	0
Coeloceras pettos	0	ů 0	0	ů 0	0	0	0
Coeloceras pettos sensu G	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras biruga	0	0	0	0	0	1	0
Coeloderoceras micromphala	0	0	0	0	ů 0	0	0
Coeloderoceras ponticum	0	0	0	0	ů 0	0	0
Coeloderoceras rugosa	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? laevigatus sensu RG	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? sp nov 1	0	0	0	0	ů 0	0	0
Cymbites globosus	0	0	1	0	0	0	1
Daviceras amaltheiforme	0	0	0	0	0	0	0
Daviceras daviceroides	0	0	0	0	0	0	0
Daviceras nanum	0	0	0	0	0	0	0
Daviceras polymorphoides	0	0	0	0	ů 0	0	0
Daviceras renzi	0	0	0	0	ů 0	0	0
Daviceras splendens	0	0	0	0	ů 0	0	0
Diaphorites vetulonius	Ő	Ő	Ő	Ő	Ő	Ő	0
Dubariceras? sp	Ő	0	0	0	0	0	0
Dubariceras dubari	Ő	Ő	Ő	Ő	Ő	Ő	0
Dubariceras inaequicosta	Ő	Ő	Ő	Ő	Ő	Ő	0
Eoderoceras? lina	0 0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? cantianense	Ő	Ő	Ő	Ő	Ő	Ő	0
Epideroceras? nodofissum	Ő	Ő	Ő	Ő	Ő	Ő	0
-practocoras. nouojissum		0	5	0	5	0	5

Fr-CAUS	Fr-CAUW	Fr-CHAR	<b>Fr-CHER</b>	Fr-CORB	Fr-DAUP	Fr-DIBA	Fr-ENCO	Fr-GARD
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	1	0	0	0	0
0	1	1	0	1	1	1	0	1
0	1	0	1	1	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
1	1	0	1	1	1	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	1	0	1	1	0	1	0	0
0	1	0	0	0	0	1	0	0
0	1	1	0	1	0	1	0	0
0	0	1	0	0	1	0	1	0
1	1	1	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
1	1	1	1	1	0	1	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	1	1	0	0	0	0
1	1	1	0	1	1	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	ů 0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	U

	Fr-JURA	Fr-LORR	<b>Fr-LYON</b>	Fr-MACH	Fr-NORM	Fr-OISA	Fr-PRFR
Acanthopleuroceras? sp.nov.2	0	0	0	0	1	0	0
Acanthopleuroceras actaeon	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras alisiense	0	0	1	1	0	0	1
Acanthopleuroceras arietiforme	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras carinatum	0	0	0	0	1	1	0
Acanthopleuroceras maugenesti	0	0	0	0	1	0	0
Acanthopleuroceras s p.1	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras valdani	0	1	0	1	1	0	0
Aegoceras artygyrus	0	0	0	0	0	0	0
Aegoceras capricornus	0	0	1	1	1	0	0
Aegoceras lataecosta	0	0	0	0	0	0	0
Aegoceras maculatum	0	1	1	1	1	0	0
Aegoceras sparsicosta	0	0	0	0	1	0	0
Aegolytoceras varicosum	0	0	0	0	0	0	0
Apoderoceras aculeatum	0	0	1	1	0	0	0
Audaxlytoceras audax	0	0	0	0	0	0	0
Baltzerites baltzeri	0	0	0	0	0	0	0
Beaniceras centaurus	0	0	0	0	1	0	0
Beaniceras crassum	0	1	1	0	1	0	0
Beaniceras luridum	0	0	0	1	0	0	0
Beaniceras rotondum	0	0	0	0	1	0	0
Becheiceras bechei	0	0	1	1	1	0	0
Bettoniceras? perisphinctoides	0	0	0	0	0	0	0
Bettoniceras italicum	0	0	0	0	0	0	0
Bifericeras donovani	0	0	0	0	0	0	0
Calaiceras calais	0	0	0	0	0	0	0
Caleites calensis	0	0	0	0	0	0	0
Calliphylloceras bicicolae	0	0	0	0	0	0	0
Capreoliceras asagensis	0	0	0	0	0	0	0
Castanayiceras canavarii	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras catriense	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras cf. campiliense	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras galaczi	0	0	0	0	0	0	0
Coeloceras pettos	0	0	0	0	1	0	0
Coeloceras pettos sensu G	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras biruga	0	0	0	0	0	0	1
Coeloderoceras micromphala	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras ponticum	0	0	0	0	0	0	1
Coeloderoceras rugosa	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? laevigatus sensu RG	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? sp.nov.1	0	0	0	0	1	0	0
Cymbites globosus	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras amaltheiforme	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras dayiceroides	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras nanum	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras polymorphoides	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras renzi	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras splendens	0	0	0	0	0	0	0
Diaphorites vetulonius	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras? sp.	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras dubari	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras inaequicosta	0	0	0	0	0	0	0
Eoderoceras? lina	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? cantianense	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? nodofissum	0	0	0	0	0	0	1

<b>Fr-QUER</b>	Fr-RODE	<b>GI-JAME</b>	Gr-EPIR	Ho-BAKO	Ho-VILL	It-CAGL	It-CAMA	It-CETO
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	1	1	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	1	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	ů 0	0	1	ů 0	0	0
0	0	0	ů 0	0	0	ů 0	0	0
0	0	0	0	0 0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	U	0	0	U	U	U

	It-CORF	It-FAIT	It-FILE	It-LOMB	It-MACE	It-TAOR	Lu-LUXE
Acanthopleuroceras? sp.nov.2	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras actaeon	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras alisiense	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras arietiforme	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras maugenesti	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras s p.1	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras valdani	0	0	0	0	0	0	1
Aegoceras artygyrus	0	0	0	0	0	0	0
Aegoceras capricornus	0	0	0	0	0	0	1
Aegoceras lataecosta	0	0	0	0	0	0	0
Aegoceras maculatum	0	0	0	0	0	0	1
Aegoceras sparsicosta	0	0	0	0	0	0	0
Aegolytoceras varicosum	0	0	0	0	0	0	0
Apoderoceras aculeatum	0	0	0	0	0	0	1
Audaxlytoceras audax	0	0	0	1	0	0	0
Baltzerites baltzeri	0	0	0	0	0	ů 0	0
Beaniceras centaurus	0	0	0	0	0	ů 0	0
Beaniceras crassum	0	0	0	0	ů 0	ů 0	1
Beaniceras luridum	0	0	0	0	0	ů 0	0
Beaniceras rotondum	0	0	0	0	0	ů 0	0
Becheiceras bechei	0	0	0	0	ů 0	ů 0	1
Bettoniceras? perisphinctoides	0	0	0	0	0	0	0
Bettoniceras italicum	0	0	0	0	0	0	0
Bifericeras donovani	0	0	0	0	0	0	0
Calaiceras calais	0	0	0	1	0	1	0
Caleites calensis	0	0	0	0	0	0	0
Callinhylloceras bicicolae	0	0	0	0	0	1	0
Canreoliceras asagensis	0	0	0	1	0	0	0
Castanaviceras canavarii	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras catriense	0	0	0	0	0	ů 0	0
Catriceras cf. campiliense	0	0	0	0	0	ů 0	0
Catriceras galaczi	0	0	0	0	0	0	0
Coeloceras pettos	0	0	0	0	0	0	0
Coeloceras pettos sensu G	0	0	0	0	0	1	0
Coeloderoceras biruga	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras micromphala	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras ponticum	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras rugosa	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? laevigatus sensu RG	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? sp.nov.1	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites globosus	0	0	0	0	0	0	0
Daviceras amaltheiforme	0	0	0	0	0	0	0
Daviceras daviceroides	0	0	0	0	0	0	0
Daviceras nanum	0	0	0	0	0	ů 0	0
Daviceras polymorphoides	0	0	0	0	0	0	0
Daviceras renzi	0	0	0	0	0	0	0
Daviceras splendens	Ő	0 0	ů 0	Ő	Õ	0 0	Ő
Diaphorites vetulonius	Ő	0 0	ů 0	Ő	Õ	0 0	Ő
Dubariceras? sp	Ő	0	0	0	0	0	0
Dubariceras dubari	Ő	0 0	ů 0	1	Õ	0 0	Ő
Dubariceras inaeauicosta	0	0	0	0	0	0	0
Eoderoceras? lina	0	0	0	0 0	0	0	0
Epideroceras? cantianense	Ő	0 0	ů 0	Ő	Õ	0 0	Ő
Epideroceras? nodofissum	0	0	0	ů 0	0	0	0
1	-	~	~	-			

Ma-BSOR	Ma-HABM	Ma-HABR	Ma-HAMI	Ma-MASE	Ma-SRIF	Pl-SWIN	Po-ALGA	Po-BEIR
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	1	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	1	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ő	Ő	õ	Ő	0	Ő	Ő	Ő	0
Ő	1	õ	1	0	Ő	Ő	Ő	0
0	0	Õ	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Po-COIM	Ro-BANA	Ro-BIHO	<b>Ro-DOBR</b>	Ro-PADU	<b>Ro-PERS</b>	SI-FATR
Acanthopleuroceras? sp.nov.2	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras actaeon	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras alisiense	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras arietiforme	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras carinatum	1	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras maugenesti	1	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras s p.1	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras valdani	1	0	0	0	0	0	0
Aegoceras artygyrus	0	0	0	0	0	0	0
Aegoceras capricornus	1	0	0	0	1	0	1
Aegoceras lataecosta	0	1	0	0	0	0	0
Aegoceras maculatum	1	0	0	0	1	0	0
Aegoceras sparsicosta	0	1	0	0	0	0	0
Aegolytoceras varicosum	0	0	0	0	0	0	0
Apoderoceras aculeatum	1	0	0	0	0	0	0
Audaxlytoceras audax	0	0	0	0	0	0	0
Baltzerites baltzeri	0	0	0	0	0	0	0
Beaniceras centaurus	0	0	0	0	0	0	0
Beaniceras crassum	0	0	0	0	0	0	0
Beaniceras luridum	0	0	0	0	0	0	0
Beaniceras rotondum	0	0	0	0	0	0	0
Becheiceras bechei	0	0	0	0	0	0	0
Bettoniceras? perisphinctoides	0	0	0	0	0	0	0
Bettoniceras italicum	0	0	0	0	0	0	0
Bifericeras donovani	0	0	0	0	0	0	0
Calaiceras calais	0	0	0	0	0	0	0
Caleites calensis	0	0	0	0	0	0	0
Calliphylloceras bicicolae	0	0	0	0	0	0	0
Capreoliceras asagensis	0	0	0	0	0	0	0
Castanayiceras canavarii	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras catriense	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras cf. campiliense	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras galaczi	0	0	0	0	0	0	0
Coeloceras pettos	0	0	0	0	0	0	0
Coeloceras pettos sensu G	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras biruga	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras micromphala	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras ponticum	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras rugosa	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? laevigatus sensu RG	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? sp.nov.1	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites globosus	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras amaltheiforme	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras dayiceroides	1	0	0	0	0	0	0
Dayiceras nanum	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras polymorphoides	1	0	0	0	0	0	0
Dayiceras renzi	1	0	0	0	0	0	0
Dayiceras splendens	0	0	0	0	0	0	0
Diaphorites vetulonius	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras? sp.	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras dubari	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras inaequicosta	0	0	0	0	0	0	0
Eoderoceras? lina	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? cantianense	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? nodofissum	0	0	0	0	0	0	0

SI-KSLO	Su-SKAN	Ts-ZAGH	Tu-LYCI	Tu-POAK	Tu-POAN	<b>Tu-PONE</b>	Tu-PONW	UK-DORS
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	1	0	0	1	1	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	1	0	0	0	1	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	1	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	1	1	1	0
0	0	0	0	1	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	Ő	0	0	Ő	Ő	Ő	Ő	0
0	Ő	1	0	Ő	Ő	Ő	Ő	0
0	Õ	- 1	0 0	Õ	Õ	Õ	Õ	Ő
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	1	1	0	0
0	0	0	0	0	1	1	0	0

	UK-GLOU	UK-LEIC	UK-LINC	UK-MIDL	UK-MULL	UK-RAAS	UK-SOME	UK-YORK
Acanthopleuroceras? sp.nov.2	0	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras actaeon	1	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras alisiense	1	0	0	0	0	0	1	1
Acanthopleuroceras arietiforme	1	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras maugenesti	1	0	0	0	1	0	0	0
Acanthopleuroceras s p.1	0	0	0	0	0	0	0	0
Acanthopleuroceras valdani	1	0	0	0	0	0	1	0
Aegoceras artygyrus	1	1	1	0	1	1	0	1
Aegoceras capricornus	1	0	1	1	1	1	0	1
Aegoceras lataecosta	1	0	1	0	1	0	0	0
Aegoceras maculatum	1	0	1	1	0	1	0	1
Aegoceras sparsicosta	1	0	1	1	0	0	1	1
Aegolytoceras varicosum	0	0	0	0	0	0	0	0
Apoderoceras aculeatum	0	0	0	0	0	0	1	1
Audaxlytoceras audax	0	0	0	0	0	0	0	0
Baltzerites baltzeri	0	0	0	0	0	0	0	0
Beaniceras centaurus	1	0	0	1	0	0	1	0
Beaniceras crassum	1	1	0	1	1	1	1	0
Beaniceras luridum	1	0	0	0	0	1	0	1
Beaniceras rotondum	1	0	0	0	0	0	0	1
Becheiceras bechei	0	0	0	0	0	0	0	0
Bettoniceras? perisphinctoides	0	0	0	0	0	0	0	0
Bettoniceras italicum	0	0	0	0	0	0	0	0
Bifericeras donovani	0	0	0	0	0	0	0	1
Calaiceras calais	0	0	0	0	0	0	0	0
Caleites calensis	0	0	0	0	0	0	0	0
Calliphylloceras bicicolae	0	0	0	0	0	0	0	0
Capreoliceras asagensis	0	0	0	0	0	0	0	0
Castanayiceras canavarii	0	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras catriense	0	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras cf. campiliense	0	0	0	0	0	0	0	0
Catriceras galaczi	0	0	0	0	0	0	0	0
Coeloceras pettos	0	0	0	0	0	0	0	0
Coeloceras pettos sensu G	0	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras biruga	0	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras micromphala	0	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras ponticum	0	0	0	0	0	0	0	0
Coeloderoceras rugosa	0	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? laevigatus sensu RG	0	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites? sp.nov.1	0	0	0	0	0	0	0	0
Cymbites globosus	1	0	0	0	0	0	1	0
Dayiceras amaltheiforme	0	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras dayiceroides	0	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras nanum	0	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras polymorphoides	0	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras renzi	0	0	0	0	0	0	0	0
Dayiceras splendens	0	0	0	0	0	0	0	0
Diaphorites vetulonius	0	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras? sp.	0	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras dubari	0	0	0	0	0	0	0	0
Dubariceras inaequicosta	0	0	0	0	0	0	0	0
Eoderoceras? lina	0	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? cantianense	0	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? nodofissum	0	0	0	0	0	0	0	0

	Ab-LEFT	Ag-CHEL	Al-AMBE	Al-BAVA	Al-DONA	Al-GOTT	Al-OSNA
Epideroceras? plumarius	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? trigonale	0	0	0	0	0	0	0
Eremiticeras evolutus	0	0	0	0	0	0	0
Fieldingiceras sp.	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras morogense	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras salmojraghii	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras angulosum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras balatonense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras carixiense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras costicillatum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras dilectum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras elichense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras formosum sensu RG	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras giennense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras hungaricum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras ionicum	1	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras lycius	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras mellahense	1	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras n. sp. A	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras nov. sp. 1	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras perplicatum sensu	0	0	0	0	0	0	0
GM	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras pseudodilectum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras volubile	0	0	0	0	0	0	0
Furlites involutus	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras? rosenbergi	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras aegoceroides	1	0	0	0	0	0	0
Galaticeras harpoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras marianii	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? cortesi sensu B	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0
Gemmenaroceras? gemmenaroi	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras aenigmaticum	1	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras	1	0	0	0	0	0	0
circumcrispatum	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras granuliferum	0	0	0	0	0	0	0
Gorgheiceras gorghense	0	0	0	0	0	0	0
Harpophylloceras eximus	0	0	0	1	0	0	0
Holcolytoceras nodostricum	0	0	0	0	0	0	0
Holcolytoceras quadrijugum	1	0	0	0	0	0	0
Hyperderoceras retusum	0	0	0	0	0	0	0
Jamesonites? spoliatus	0	0	0	0	0	0	0
Jamesonites reticulatus	0	0	0	0	0	0	0
Juraphyllites libertus	1	0	0	1	0	0	0
Juraphyllites nardii	0	1	0	1	0	0	0
Juraphyllites sp. A	1	0	0	0	0	0	0
Leptonotoceras sp.	0	0	0	0	0	0	0
Liparoceras cheltiense	0	0	0	0	0	1	0
Liparoceras heptangulare	0	0	0	1	0	0	0
Liparoceras lytoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras altum	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras fimbriatoides	1	1	0	0	0	0	0
Lytoceras fimbriatum	1	1	0	0	0	0	0
Lytoceras fuggeri	0	1	0	0	0	0	0
Lytoceras galatiforme	0	0	0	0	0	0	0

Al-OSTR	Al-PLIE	Al-SGIT	Al-WUTA	Au-ENZE	Au-LIEN	Au-SALZ	Au-VORA	<b>Bu-BALK</b>
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	1	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	1	0	0	1	0
0	0	1	1	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	1	1	1	0	0	1	1	1
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	<b>Bu-KOTE</b>	CH-BIVI	CH-HELV	CH-KLSC	CH-PRSU	CH-TESS	Da-BORN
Epideroceras? plumarius	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? trigonale	0	0	0	0	0	0	0
Eremiticeras evolutus	0	0	0	0	0	0	0
Fieldingiceras sp.	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras morogense	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras salmojraghii	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras angulosum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras balatonense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras carixiense	0	0	0	0	0	1	0
Fuciniceras costicillatum	0	1	0	0	0	1	0
Fuciniceras dilectum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras elichense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras formosum sensu RG	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras giennense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras hungaricum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras ionicum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras lycius	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras mellahense	0	0	0	0	0	1	0
Fuciniceras n. sp. A	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras nov. sp. 1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fuciniceras perplicatum</i> sensu GM	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras pseudodilectum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras volubile	0	0	0	0	0	1	0
Furlites involutus	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras? rosenbergi	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras aegoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras harpoceroides	0	0	0	0	0	1	0
Galaticeras marianii	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? cortesi sensu B	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? gemmellaroi sensu M	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras aenigmaticum	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras		0	0	0	0	0	0
circumcrispatum	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras granuliferum	0	0	0	0	0	0	0
Gorgheiceras gorghense	0	0	0	0	0	0	0
Harpophylloceras eximus	0	0	0	0	0	1	0
Holcolytoceras nodostricum	0	0	0	0	0	0	0
Holcolytoceras quadrijugum	0	0	0	0	0	0	0
Hyperderoceras retusum	0	0	0	0	0	0	0
Jamesonites? spoliatus	0	0	0	0	0	0	0
Jamesonites reticulatus	0	0	0	0	0	0	0
Juraphyllites libertus	0	1	0	0	0	1	0
Juraphyllites nardii	0	0	0	0	0	0	0
Juraphyllites sp. A	0	0	0	0	0	0	0
Leptonotoceras sp.	0	0	0	0	0	0	0
Liparoceras cheltiense	0	0	0	0	0	0	0
Liparoceras heptangulare	0	0	0	0	0	0	0
Liparoceras lytoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras altum	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras fimbriatoides	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras fimbriatum	1	1	0	1	0	1	0
Lytoceras fuggeri	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras galatiforme	0	0	0	0	0	0	0

Es-ASTU	Es-BEAR	Es-BEJA	Es-BENE	Es-BIDA	Es-IBNE	Es-IBNW	Es-SIMA	Fr-ALNO
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ő	Ő	Õ	Õ	Ő	1	1	1	1
Ő	Ő	Õ	Õ	Ő	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ő	Ő	Õ	Õ	Ő	Ő	Õ	Õ	õ
õ	Ő	Ő	õ	Ő	1	õ	1	õ
0	Ő	Õ	õ	0	0	õ	0	õ
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Fr-ALSU	Fr-ARIE	Fr-AUXO	Fr-BASQ	Fr-BAZO	Fr-BUGE	Fr-CAUE
Epideroceras? plumarius	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? trigonale	0	0	0	0	0	0	0
Eremiticeras evolutus	0	0	0	0	0	0	0
Fieldingiceras sp.	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras morogense	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras salmojraghii	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras angulosum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras balatonense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras carixiense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras costicillatum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras dilectum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras elichense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras formosum sensu RG	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras giennense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras hungaricum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras ionicum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras lycius	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras mellahense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras n. sp. A	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras nov. sp. 1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fuciniceras perplicatum</i> sensu GM	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras pseudodilectum	0	0	0	0	0	1	0
Fuciniceras volubile	0	0	0	0	0	0	0
Furlites involutus	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras? rosenbergi	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras aegoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras harpoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras marianii	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? cortesi sensu B	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? gemmellaroi sensu M	0	0	0	0	0	0	1
Gemmellaroceras aenigmaticum	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras	0	0	0	0	0	0	0
circumcrispatum	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras granuliferum	0	0	0	0	0	0	0
Gorgheiceras gorghense	0	0	0	0	0	0	0
Harpophylloceras eximus	0	0	0	0	0	0	0
Holcolytoceras nodostricum	0	0	0	0	0	0	0
Holcolytoceras quadrijugum	0	0	0	0	0	0	0
Hyperderoceras retusum	0	0	0	0	1	0	0
Jamesonites? spoliatus	0	0	0	0	0	0	0
Jamesonites reticulatus	0	0	0	0	0	0	0
Juraphyllites libertus	0	0	0	0	0	0	0
Juraphyllites nardii	0	0	0	0	0	0	0
Juraphyllites sp. A	0	0	0	0	0	0	0
Leptonotoceras sp.	0	0	0	0	0	0	0
Liparoceras cheltiense	0	1	1	0	0	0	1
Liparoceras heptangulare	0	1	1	0	1	0	1
Liparoceras lytoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras altum	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras fimbriatoides	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras fimbriatum	0	1	1	0	1	1	1
Lytoceras fuggeri	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras galatiforme	0	0	0	0	0	0	0

Fr-CAUS	Fr-CAUW	Fr-CHAR	<b>Fr-CHER</b>	Fr-CORB	Fr-DAUP	Fr-DIBA	Fr-ENCO	Fr-GARD
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	1	0	0	0	1
0	1	1	0	0	1	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	1	1	1	1	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Fr-JURA	Fr-LORR	<b>Fr-LYON</b>	Fr-MACH	Fr-NORM	Fr-OISA	Fr-PRFR
Epideroceras? plumarius	0	0	0	1	0	0	0
Epideroceras? trigonale	0	0	0	0	0	0	0
Eremiticeras evolutus	0	0	0	0	0	0	0
Fieldingiceras sp.	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras morogense	0	0	0	1	0	0	0
Foetterliceras salmojraghii	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras angulosum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras balatonense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras carixiense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras costicillatum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras dilectum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras elichense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras formosum sensu RG	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras giennense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras hungaricum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras ionicum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras lycius	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras mellahense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras n. sp. A	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras nov. sp. 1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fuciniceras perplicatum</i> sensu GM	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras pseudodilectum	0	0	0	1	0	0	0
Fuciniceras volubile	0	0	0	0	0	0	0
Furlites involutus	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras? rosenbergi	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras aegoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras harpoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras marianii	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? cortesi sensu B	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gemmellaroceras? gemmellaroi</i> sensu M	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras aenigmaticum	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras	0	0	0	0	0	0	0
circumcrispatum	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras granuliferum	0	0	0	0	0	0	0
Gorgheiceras gorghense	0	0	0	0	0	0	0
Harpophylloceras eximus	0	0	0	0	0	0	0
Holcolytoceras nodostricum	0	0	0	0	0	0	0
Holcolytoceras quadrijugum	0	0	0	0	0	0	0
Hyperderoceras retusum	0	0	0	0	0	0	0
Jamesonites? spoliatus	0	0	0	0	0	0	0
Jamesonites reticulatus	0	0	0	0	0	0	0
Juraphyllites libertus	0	0	0	0	0	0	0
Juraphyllites nardii	0	0	0	0	0	0	0
Juraphyllites sp. A	0	0	0	0	0	0	0
Leptonotoceras sp.	0	0	0	0	0	0	0
Liparoceras cheltiense	0	0	1	0	0	0	0
Liparoceras heptangulare	0	0	1	1	1	0	1
Liparoceras lytoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras altum	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras fimbriatoides	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras fimbriatum	0	0	1	1	1	0	1
Lytoceras fuggeri	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras galatiforme	0	0	0	0	0	0	0

<b>Fr-QUER</b>	Fr-RODE	<b>GI-JAME</b>	Gr-EPIR	Ho-BAKO	Ho-VILL	It-CAGL	It-CAMA	It-CETO
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	1
0	0	0	1	1	0	1	0	1
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	1
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	1
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	1	1
0	0	0	0	0	0	1	1	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	1	0	1	1	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	It-CORF	It-FAIT	It-FILE	It-LOMB	It-MACE	It-TAOR	Lu-LUXE
Epideroceras? plumarius	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? trigonale	0	0	0	0	0	0	0
Eremiticeras evolutus	0	0	0	0	0	0	0
Fieldingiceras sp.	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras morogense	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras salmojraghii	0	0	0	1	0	0	0
Fuciniceras angulosum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras balatonense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras carixiense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras costicillatum	0	1	0	0	0	1	0
Fuciniceras dilectum	0	1	0	0	0	0	0
Fuciniceras elichense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras formosum sensu RG	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras giennense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras hungaricum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras ionicum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras lycius	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras mellahense	0	0	0	1	0	0	0
Fuciniceras n. sp. A	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras nov. sp. 1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fuciniceras perplicatum</i> sensu GM	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras pseudodilectum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras volubile	0	1	0	1	0	1	0
Furlites involutus	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras? rosenbergi	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras aegoceroides	0	0	1	0	0	1	0
Galaticeras harpoceroides	0	0	0	0	0	1	0
Galaticeras marianii	0	0	0	0	0	1	0
Gemmellaroceras? cortesi sensu B	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gemmellaroceras? gemmellaroi</i> sensu M	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras aenigmaticum	0	0	0	0	0	1	0
Gemmellaroceras	0	0	0	0	0	1	0
circumcrispatum	0	0	0	0	0	1	0
Gemmellaroceras granuliferum	0	0	0	0	0	1	0
Gorgheiceras gorghense	0	0	0	0	0	0	0
Harpophylloceras eximus	0	1	0	0	0	1	0
Holcolytoceras nodostricum	0	0	0	0	0	0	0
Holcolytoceras quadrijugum	0	0	0	0	0	0	0
Hyperderoceras retusum	0	0	0	0	0	0	0
Jamesonites? spoliatus	0	0	0	0	0	0	0
Jamesonites reticulatus	0	0	0	0	0	0	0
Juraphyllites libertus	0	0	0	1	0	1	0
Juraphyllites nardii	0	0	0	0	0	0	0
Juraphyllites sp. A	0	0	0	0	0	0	0
Leptonotoceras sp.	0	0	0	0	0	0	0
Liparoceras cheltiense	0	0	0	0	0	0	0
Liparoceras heptangulare	0	0	0	0	0	0	0
Liparoceras lytoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras altum	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras fimbriatoides	0	0	0	0	0	1	0
Lytoceras fimbriatum	0	0	0	0	0	1	1
Lytoceras fuggeri	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras galatiforme	0	0	0	0	0	0	0

Ma-BSOR	Ma-HABM	Ma-HABR	Ma-HAMI	Ma-MASE	Ma-SRIF	Pl-SWIN	Po-ALGA	Po-BEIR
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	1	1	1	0	0	0	0	0
0	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Po-COIM	Ro-BANA	Ro-BIHO	<b>Ro-DOBR</b>	Ro-PADU	<b>Ro-PERS</b>	SI-FATR
Epideroceras? plumarius	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? trigonale	1	0	0	0	0	0	0
Eremiticeras evolutus	0	0	0	0	0	0	0
Fieldingiceras sp.	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras morogense	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras salmojraghii	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras angulosum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras balatonense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras carixiense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras costicillatum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras dilectum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras elichense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras formosum sensu RG	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras giennense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras hungaricum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras ionicum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras lycius	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras mellahense	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras n. sp. A	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras nov. sp. 1	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras perplicatum sensu	0	0	0	0	0	0	0
GM	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras pseudodilectum	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras volubile	0	0	0	0	0	0	0
Furlites involutus	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras? rosenbergi	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras aegoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras harpoceroides	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras marianii	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? cortesi sensu B	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0
sensu M		0	0	- -	-		2
Gemmellaroceras aenigmaticum	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras	0	0	0	0	0	0	0
Carmallaroceras arapuliforum	0	0	0	0	0	0	0
Constainer and	0	0	0	0	0	0	0
Harpophyllocorga arimus	0	0	0	0	0	0	0
Holoolytoceras podostricum	0	0	0	0	0	0	0
Holcolytoceras auadrijugum	0	0	0	0	0	0	0
Hyperderoceras retusum	0	0	0	0	0	0	0
Insperaerocerus retusum	0	0	0	0	0	0	0
Jamesonites: sponatus	0	0	0	0	0	0	0
Juranhyllitas libartus	0	0	0	0	0	0	1
Juraphyllites nardii	0	0	0	0	0	0	1
Juranhyllitas sp. A	0	0	0	0	0	0	0
Lentonotoceras sp	0	0	0	0	0	0	0
Lingroceras cheltiense	0	0	0	0	0	0	0
Liparoceras hontangularo	0	1	0	0	0	0	1
Liparoceras bitoceroides	1	1	0	0	0	0	1
Lytoceras altum	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras fimbriatoides	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras fimbriatum	0	0	0	0	0	0	1
Lytoceras fuggeri	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras galatiforme	0	0	0	0	0	0	0
	U U	v	v	v	v	0	v

SI-KSLO	Su-SKAN	Ts-ZAGH	Tu-LYCI	Tu-POAK	Tu-POAN	<b>Tu-PONE</b>	<b>Tu-PONW</b>	UK-DORS
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	1	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	1	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0

	UK-GLOU	UK-LEIC	UK-LINC	UK-MIDL	UK-MULL	UK-RAAS	UK-SOME	UK-YORK
Epideroceras? plumarius	0	0	0	0	0	0	0	0
Epideroceras? trigonale	0	0	0	0	0	0	0	0
Eremiticeras evolutus	0	0	0	0	0	0	0	0
Fieldingiceras sp.	0	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras morogense	0	0	0	0	0	0	0	0
Foetterliceras salmojraghii	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras angulosum	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras balatonense	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras carixiense	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras costicillatum	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras dilectum	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras elichense	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras formosum sensu RG	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras giennense	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras hungaricum	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras ionicum	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras lycius	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras mellahense	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras n. sp. A	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras nov. sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras perplicatum sensu	0	0	0	0	0	0	0	0
GM	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras pseudodilectum	0	0	0	0	0	0	0	0
Fuciniceras volubile	0	0	0	0	0	0	0	0
Furlites involutus	0	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras? rosenbergi	0	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras aegoceroides	0	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras harpoceroides	0	0	0	0	0	0	0	0
Galaticeras marianii	0	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? cortesi sensu B	0	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras? gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0	0
sensu M					-	-	-	
Gemmellaroceras aenigmaticum	0	0	0	0	0	0	0	0
Gemmellaroceras	0	0	0	0	0	0	0	0
Commollanoconas ananuliforum	0	0	0	0	0	0	0	0
Constainer and constants	0	0	0	0	0	0	0	0
Harnonhyllogenes evinus	0	0	0	0	0	0	0	0
Halaabitaaanaa nadastriaum	0	0	0	0	0	0	0	0
Holeobytoceras augdrijugum	0	0	0	0	0	0	0	0
Hyperderoceras retusum	0	0	0	0	0	0	0	1
Insperaerocerus retusum	0	0	0	0	0	0	0	1
Jamesonites retigulatus	0	0	0	0	0	0	0	0
Jumesoniles reliculatus	0	0	0	0	0	0	1	0
Juraphyllites nardii	0	0	0	0	0	0	0	0
Juraphyllites an A	0	0	0	0	0	0	0	0
Juruphylliles sp. A	0	0	0	0	0	0	0	1
Leptonotoceras sp.	1	0	0	1	1	1	0	1
Liparoceras hontanoulars	1	0	1	1	1	1	1	1
Liparoceras hytocaroidas	1	0	1	1	0	0	1	1
Lytocaras altum	1 0	0	0	0	0	0	0	0
Lytocerus timbriatoidas	0	0	0	0	0	0	0	0
Lytocerus fimbriatum	0	0	0	0	0	0	1	1
Lytocerus fungari	0	0	0	0	0	0	1	1
Lytoceras galatiforme	0	0	0	0	0	0	0	0
Lyiocerus gaiaijorme		U	U	U	0	U	0	U

Lancerns kipleinas     0     0     0     0     0     0       Istacerns kipleina     1     0     0     0     0     0       Istacerns kortum     0     0     0     0     0     0     0       Metuderocers spectrum     0     0     0     0     0     0     0     0       Metuderocers spectrum     0		Ab-LEFT	Ag-CHEL	Al-AMBE	Al-BAVA	Al-DONA	Al-GOTT	Al-OSNA
Laborers planpleura     1     0     0     0     0     0       Metuderoverus 2 pygmaeus     0     0     0     0     0     0       Metuderoverus apertum     0     0     0     0     0     0     0       Metuderoverus apertum     0     0     0     0     0     0     0       Metuderoverus apertum     0     0     0     0     0     0     0       Metuderoverus apentucious sensum     0     0     0     0     0     0     0       Metuderoverus apentucious sensum     0     0     0     0     0     0     0     0       Metuderoverus apentucious sensum     0 <td>Lytoceras kizilcius</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Lytoceras kizilcius	0	0	0	0	0	0	0
Integration     0     0     0     0     0     0       Menderocers agerum     0     0     0     0     0     0       Menderocers agerum     0     0     0     0     0     0       Menderocers agerum     1     0     0     0     0     0       Menderocers agerum     0     0     0     0     0     0       Menderocers agerum     0     0     0     0     0     0       Menderocers sum     0     0     0     0     0     0     0       Menderocers sum     0     0     0     0     0     0     0       Miloceras sum     0     0     0     0     0     0     0     0     0       Miloceras aguintas     0	Lytoceras platypleura	1	0	0	0	0	0	0
Meaderocerus prymeus     0     0     0     0     0     0     0     0       Menaderocerus beirense     0	Lytoceras tortum	0	0	0	0	0	0	0
Menderoverns operanm     0	Metaderoceras? pygmaeus	0	0	0	0	0	0	0
Menderoverna beirense     0     0     0     0     0     0     0     0       Metaderoverna sgemmallarati     1     0	Metaderoceras apertum	0	0	0	0	0	0	0
Menderoveras clavatas     1     0     0     0     0     0     0       Metaderoveras mulcium     0	Metaderoceras beirense	0	0	0	0	0	0	0
Meaderoceras genmellaroi     1     0     0     1     0     0       Meaderoceras senticum     0     0     0     0     0     0     0     0       Meaderoceras senticum     0 </td <td>Metaderoceras clavatus</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Metaderoceras clavatus	1	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras mutican sensa MB     0     0     0     0     0     0     0     0       Metaderoceras speadomatican     0     0     0     0     0     0     0     0       Metaderoceras speadomatican     0 <td>Metaderoceras gemmellaroi</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Metaderoceras gemmellaroi	1	0	0	1	0	0	0
Methadroceras muticum     0	Metaderoceras muticum	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras pseudomaticum     0<	Metaderoceras muticum sensu MB	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras venarense     0	Metaderoceras pseudomuticum	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras furiense     0	Metaderoceras venarense	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras squenzae     0     0     0     0     0     0     0       Milloceras squenzae     1     1     0     0     0     0     0       Milloceras squenzae     1     1     0	Miltoceras? sp.	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras seguenzae     1     1     0     0     0       Milloceras seguendoufi     0	Miltoceras furlense	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras selace     1     1     0     0     0     0     0       Milloceras taguendoufi     0	Miltoceras seguenzae	1	1	0	0	0	0	0
Milioceras taguendoufi     0	Miltoceras sellae	1	1	0	0	0	0	0
Obstoceras angulatus     0     0     0     1     0     0       Obstoceras figulinum     0	Miltoceras taguendoufi	0	0	0	0	0	0	0
Distoceras figulinum     0	Oistoceras angulatus	0	0	0	1	0	0	0
Paraderoceras picenum     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramicroderoceras glic     1     1     0     0     0     0     0     0       Paramicroderoceras fila     0<	Oistoceras figulinum	0	0	0	0	0	0	1
Paramicroderoceras aff.     1     1     0     0     0     0       Paramicroderoceras birchoides     0     <	Paraderoceras picenum	0	0	0	0	0	0	0
birchiades     1     1     0     0     0     0     0       Paramicroderoceras fila     0     <	Paramicroderoceras aff.	1	1	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras birchoides     0	birchiades	1	1	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras fila     0	Paramicroderoceras birchoides	0	0	0	0	0	0	0
Paramorphites acutiventris     0     0     0     0     0     0     0       Paramorphites acutiventris     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramorphites acutiventris     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramorphites acutiventris     0 <td>Paramicroderoceras fila</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Paramicroderoceras fila	0	0	0	0	0	0	0
tardecrescens   0   0   0   0   0   0     Paramophiles acutiventris   0   0   0   0   0   0   0     Paratorpidoceras punidiaum   0   0   0   0   0   0   0   0     Parinodiceras parinodus   0   0   0   0   0   0   0   0     Parinodiceras prinodus   0   0   0   0   0   0   0   0     Parinodiceras pseudocarinatum   0   0   0   0   0   0   0     Peripleuroceras roundicosta   0   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras taylori   0   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras taylori   0   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras taylori   0   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras taylori   0   0   0   0   0   0   0	Paramicroderoceras	0	0	0	0	0	0	0
Paramorphites acuiventris     0 <td>tardecrescens</td> <td></td> <td>Ŭ</td> <td>Ũ</td> <td>ů.</td> <td>Ũ</td> <td>Ũ</td> <td>0</td>	tardecrescens		Ŭ	Ũ	ů.	Ũ	Ũ	0
Paratropidoceras numidianum     0<	Paramorphites acutiventris	0	0	0	0	0	0	0
Partinodiceras parinodus     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     1       Partschiceras striatocosta     1     1     0 <td< td=""><td>Paratropidoceras numidianum</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td></td<>	Paratropidoceras numidianum	0	0	0	0	0	0	0
Partschiceras stratocostatum   1   1   0   0   0   0   0     Pelingoceras pseudocarinatum   0   0   0   0   0   0   0     Peripleuroceras rotundicosta   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras toylori   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras taylori   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras taylori sensu H   1   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras aff. oblongum   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras agreenm   0   0   0   0   0   1   1     Platypleuroceras agreenminatrix   0   0   0   0   1   1     Platypleuroceras agreenminatrix   0   0   0   0   1   1     Platypleuroceras agreenminatrix   0   0   0   0   0   1   1     Platypleuroceras muellensis   0	Parinodiceras parinodus	0	0	0	0	0	0	1
Petingoceras pseudocarinatum     0	Partschiceras striatocostatum	1	1	0	0	0	0	0
Perpleuroceras potundicosta     0<	Pelingoceras pseudocarinatum	0	0	0	0	0	0	0
Princodoceras betionit     0     1     0     1     0     1     0     1     0     1     0	Peripleuroceras rotundicosta	0	0	0	0	0	0	0
Phricodoceras taylori     0     0     0     0     0     1     0     1       Phricodoceras taylori sensu H     1     0 <td< td=""><td>Phricodoceras bettonii</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td></td<>	Phricodoceras bettonii	0	0	0	0	0	0	0
Phylicocaras haytori sensu H   1   0   0   0   0   0   0     Phylicocaras hebertinum   1   1   0   1   0   0   0     Platypleuroceras acathobronni   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras acathobronni   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras acathobronni   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras acathobronni   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras acathobronni   0   0   0   0   0   1   1     Platypleuroceras applinatrix   0   0   0   0   0   1   1     Platypleuroceras applinatrix   0   0   0   0   0   1 <td>Phricodoceras taylori</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>1</td>	Phricodoceras taylori	0	0	0	0	1	0	1
Phyloceras neberinum   1   1   0   1   0   0   0     Platypleuroceras acanthobronni   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras aff. oblongum   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   1   1     Platypleuroceras amellensis   0   0   0   0   0   1   1     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   <	Phricodoceras taylori sensu H	1	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras acaninopronit   0   <	Phylloceras nebertinum		1	0	1	0	0	0
Platypleuroceras aff. oblogum   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras caprarium   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   1   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? pseudodubari   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0 <t< td=""><td>Platypleuroceras acanthobronni</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td></t<>	Platypleuroceras acanthobronni	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras amplinatrix   0   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras brevispina   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras caprarium   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   1   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? ponni   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0     Polymor	Platypleuroceras aff. oblongum	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras brevispina   0   0   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras brevispina   0   0   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras caprarium   0	Platypleuroceras amplinatrix	0	0	0	0	0	0	1
Platypieuroceras orevispina   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras caprarium   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   1   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? pseudodubari   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras aurigeriense   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras d	Platypleuroceras aureum	0	0	0	0	0	0	1
Platypleuroceras caprarium   0   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   1   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0	Platypleuroceras brevispina	0	0	0	0	0	0	1
Platypleuroceras materiensis   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   1   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? pseudodubari   0	Platypleuroceras caprarium	0	0	0	0	0	0	1
Polymorphites? aff. bronni   1   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? pseudodubari   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras aurigeriense   0   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras rectiradiatum   0   0   0   0   0   0   0   0   0 <tr< td=""><td>Platypleuroceras muellensis</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td></tr<>	Platypleuroceras muellensis	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphiles? alg. bronn   1   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphiles? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphiles? bronni   0   0   0   0   0   0   0   1     Polymorphiles? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphiles? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphiles? pseudodubari   0 </td <td>Platypieuroceras noaosum</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Platypieuroceras noaosum	1	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0   1     Polymorphites? flexicostatus   0	Polymorphiles? againing	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? flexicostatus   0 <td< td=""><td>Polymorphites? bronni</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td></td<>	Polymorphites? bronni	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites:   jextcostatus   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0	Polymorphites? flavicostatus	0	0	0	0	0	0	1
Polymorphites polymorphus   0<	Polymorphiles? neudodubari	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphics polymorphils0000001Polymorphites rutilans00000000Prodactylioceras aurigeriense00000000Prodactylioceras davoei00000000Prodactylioceras rectiradiatum00000000Pseudophricodoceras caprariforme00000000	Polymorphiles: pseudoduburt	0	0	0	0	0	0	1
Prodactylioceras aurigeriense000000Prodactylioceras davoei0000000Prodactylioceras rectiradiatum0000000Pseudophricodoceras caprariforme0000000	Polymorphiles rutilans	0	0	0	0	0	0	0
Prodactylioceras davoei0000000Prodactylioceras rectiradiatum00000101Pseudophricodoceras caprariforme00000000	Prodactylioceras aurigeriense	0	0	0	0	0	0	0
Productylioceras rectiradiatum00000101Pseudophricodoceras caprariforme00000000	Prodactylioceras davoei	0	0	0	0	1	0	1
Pseudophricodoceras000000caprariforme000000	Prodactylioceras rectiradiatum	0	0	0	0	0	0	0
<i>caprariforme</i> 0 0 0 0 0 0 0 0	Pseudophricodoceras	Ū	U	U	U	U	U	0
	caprariforme	0	0	0	0	0	0	0

Al-OSTR	Al-PLIE	Al-SGIT	Al-WUTA	Au-ENZE	Au-LIEN	Au-SALZ	Au-VORA	<b>Bu-BALK</b>
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	1	1	0	0	0	1	1
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

Lancerns kipleinas     0     0     0     0     0     0       Lancerns kipleinas     0     0     0     0     0     0     0       Lancerns kipleinas     0     0     0     0     0     0     0       Metuderocers Seguentinos     0     0     0     0     0     0     0     0       Metuderocers seguentinos     0		<b>Bu-KOTE</b>	CH-BIVI	CH-HELV	CH-KLSC	CH-PRSU	CH-TESS	Da-BORN
interest plantplanta     0     0     0     0     0     0       Manderoveras plantplanta     0     0     0     0     0     0       Manderoveras operium     0     0     0     0     0     0     0       Manderoveras deviates     0     0     0     0     0     0     0       Manderoveras quemellanci     0     0     0     0     0     0     0     0       Manderoveras quemellanci     0	Lytoceras kizilcius	0	0	0	0	0	0	0
Lanceras tornum     0     0     1     1     1     0     0       Metuderocerus apertum     0     0     0     0     0     0     0       Metuderocerus apertum     0     0     0     0     0     0     0     0       Metuderocerus quemelluroi     0     0     0     0     0     0     0     0       Metuderocerus quemelluroi     0<	Lytoceras platypleura	0	0	0	0	0	0	0
Mendarocerus:     pygmaus     0	Lytoceras tortum	0	0	1	1	1	0	0
Menderoceras apertam     0	Metaderoceras? pygmaeus	0	0	0	0	0	0	0
Menderoceras heirense     0     0     0     0     0     0     0     0       Menderoceras genenallarci     0 </td <td>Metaderoceras apertum</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Metaderoceras apertum	0	0	0	0	0	0	0
Menderoveras clavatas     0	Metaderoceras beirense	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras germellaroi     0 <td>Metaderoceras clavatus</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Metaderoceras clavatus	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras muticum     0     0     0     0     0     0     0     0       Metaderoceras speudomiticum     0     0     0     0     0     0     0     0       Metaderoceras speudomiticum     0	Metaderoceras gemmellaroi	0	0	0	0	0	1	0
Metaderoceras muticum     0	Metaderoceras muticum	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras pseudomuticum     0<	Metaderoceras muticum sensu MB	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras venarense     0	Metaderoceras pseudomuticum	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras?     sp.     0     <	Metaderoceras venarense	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras squenzae     0	Miltoceras? sp.	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras seguenzae     0	Miltoceras furlense	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras selae     0	Miltoceras seguenzae	0	0	0	0	0	0	0
Milioceras taguendoufi     0	Miltoceras sellae	0	0	0	0	0	0	0
Obstoceras angulatus     0	Miltoceras taguendoufi	0	0	0	0	0	0	0
Obstaceras figulinum     0	Oistoceras angulatus	0	0	0	0	0	0	0
Paraderoceras picenum     0	Oistoceras figulinum	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras aff.     0	Paraderoceras picenum	0	0	0	0	0	0	0
birchiades     0     0     0     0     0     0     0       Paramicroderoceras fila     0     <	Paramicroderoceras aff.		0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras birchoides     0	birchiades	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras fila     0	Paramicroderoceras birchoides	0	0	0	0	0	0	0
Paramorphiles acutiventris     0     0     0     0     0     0     0       Paramorphiles acutiventris     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramorphiles acutiventris     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramorphiles acutiventris     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramorphiles acutiventris     0 <t< td=""><td>Paramicroderoceras fila</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>1</td></t<>	Paramicroderoceras fila	0	0	0	0	0	0	1
tardecrescens     Image: Constraint of the const	Paramicroderoceras	0	0	0	0	0	0	0
Paramorphites activentris     0 <td>tardecrescens</td> <td></td> <td></td> <td>-</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td>	tardecrescens			-				
Paratropidoceras numidianum     0<	Paramorphites acutiventris	0	0	0	0	0	0	0
Partinodiceras parinodus     0 <td>Paratropidoceras numidianum</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Paratropidoceras numidianum	0	0	0	0	0	0	0
Partschiceras stratocostatum   0   0   0   0   0   0   0   0     Pelingoceras pseudocarinatum   0   0   0   0   0   0   0     Peripleuroceras rotundicosta   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras taylori   0   0   0   0   0   1   0     Phricodoceras taylori sensu H   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras taylori sensu H   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras aff. oblongum   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras agreantinatrix   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras agreantinatin   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras adprarium   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras andolinatinix   0   0   0   0   0   0   0	Parinodiceras parinodus	0	0	0	0	0	0	0
Petingoceras pseudocarunatum     0	Partschiceras striatocostatum	0	0	0	0	0	1	0
Perpleuroceras potundicosta     0     1     0     1     0<	Pelingoceras pseudocarinatum	0	0	0	0	0	0	0
Princodoceras betionit     0     0     0     0     0     0     1     0       Phricodoceras taylori     0     0     0     0     0     1     0     1       Phricodoceras taylori sensu H     0     0     0     0     0     0     0     0       Phyliceeras hebertinum     1     0	Peripleuroceras rotundicosta	0	0	0	0	0	0	0
Princodoceras taylori     0     0     0     0     0     1     0     1       Phricodoceras taylori sensu H     0 <td< td=""><td>Phricodoceras bettonii</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>1</td><td>0</td></td<>	Phricodoceras bettonii	0	0	0	0	0	1	0
$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	Phricodoceras taylori	0	0	0	0	1	0	1
Produceras neormium   1   0   0   0   1   1   0     Platypleuroceras acanthobronni   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras aff. oblongum   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   1   0   0   0   0     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   1   0   0   0   0     Platypleuroceras aureum   0   0   1   0   0   0   0     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? pseudodubari <td>Phricoaoceras taylori sensu H</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>1</td> <td>0</td>	Phricoaoceras taylori sensu H	0	0	0	0	0	1	0
Platypleuroceras actantinobronit   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras aff. oblongum   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras caprarium   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras aureum   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras caprarium   0   0   1   0   0   0   0     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? Iexicostatus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? Pseudodubari   0   0   0   0   0   0   0	Phylioceras neberlinum	1	0	0	0	1	1	0
Platypleuroceras anj. obiongum   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras aureum   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras aprarium   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras aprarium   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras aprarium   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras andosum   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? pseudodubari   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0	Platypleuroceras acanthobronni	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras amplinatrix   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras aureum   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras brevispina   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras caprarium   0   0   1   0   0   0   1     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0	Platypleuroceras aff. oblongum	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras dureum   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras brevispina   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras caprarium   0   0   1   0   0   0   1     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras modosum   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites rutilans   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioc	Platypleuroceras amplihairix	0	0	1	0	0	1	1
Platypleuroceras caprarium   0   0   1   0   0   1   1     Platypleuroceras caprarium   0   0   1   0   0   0   1     Platypleuroceras nuellensis   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? pseudodubari   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras aurigeriense   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras rectiradiatum	Platypleuroceras browisping	0	0	1	0	0	1	0
Platypleuroceras muellensis   0   0   1   0   0   0   1     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? pronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? pseudodubari   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites rutilans   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras davoei   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras cecti	Platypleuroceras orevispina	0	0	1	0	0	1	1
Platypleuroceras materiensis   0 <td< td=""><td>Platypleuroceras caprarium</td><td>0</td><td>0</td><td>1</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>1</td></td<>	Platypleuroceras caprarium	0	0	1	0	0	0	1
Polymorphites? aff. bronni   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? pseudodubari   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites rutilans   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras aurigeriense   0   0   1   1   0   0   0     Prodactylioceras rectiradiatum   0   0   0   0   0   0   0     Pseudophricodoceras   0   0   0   0   0   0	Platypleuroceras muellensis	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? alg. bronn   0<	Polymorphitas 2 aff. bronni	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? pseudodubari   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites rutilans   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras aurigeriense   0   0   1   1   0   0   0     Prodactylioceras rectiradiatum   0   0   0   0   0   0   0     Pseudophricodoceras caprariforme   0   0   0   0   0   0   0	Polymorphiles? ajj. bronni	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? pseudodubari   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras aurigeriense   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras davoei   0   0   0   0   0   0   0   0     Pseudophricodoceras caprariforme   0   0   0   0   0   0   0   0	Polymorphiles? apenninicus	0	0	0	1	0	0	0
Polymorphites:   jextcostatus   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites rutilans   0   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras aurigeriense   0   0   1   1   0   0   0     Prodactylioceras rectiradiatum   0   0   0   0   0   0   0     Pseudophricodoceras caprariforme   0   0   0   0   0   0   0	Polymorphites? flavicostatus	0	0	0	1	0	0	0
Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites rutilans   0   0   0   0   0   0   0   0     Prodactylioceras aurigeriense   0   0   1   1   0   0   0     Prodactylioceras davoei   0   0   0   0   0   0   0     Pseudophricodoceras caprariforme   0   0   0   0   0   0   0	Polymorphiles? neudodubari	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphiles rutilans000000Prodactylioceras aurigeriense000000Prodactylioceras davoei001100Prodactylioceras rectiradiatum000000Pseudophricodoceras caprariforme000000	Polymorphiles: pseudodubult	0	0	0	0	0	0	0
Prodactylioceras aurigeriense000000Prodactylioceras davoei0000000Prodactylioceras rectiradiatum0000000Pseudophricodoceras caprariforme0000000	Polymorphiles rutilans	0	0	0	0	0	0	0
Prodactylioceras davoei000000Prodactylioceras rectiradiatum000000Pseudophricodoceras caprariforme000000	Productylioceras aurigeriense	0	0	0	0	0	0	0
Productylioceras rectiradiatum0011000Pseudophricodoceras caprariforme00000000	Prodactylioceras davoei	0	0	1	1	0	0	0
Pseudophricodoceras000000caprariforme000000	Prodactylioceras rectiradiatum	0	0	0	0	0	0	0
<i>caprariforme</i> 0 0 0 0 0 0 0 0	Pseudophricodoceras		U	U	U	U	U	U
	caprariforme	0	0	0	0	0	0	0

Es-ASTU	Es-BEAR	Es-BEJA	Es-BENE	Es-BIDA	Es-IBNE	Es-IBNW	Es-SIMA	Fr-ALNO
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	U	U	0	0	U	U	U
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Fr-ALSU	Fr-ARIE	Fr-AUXO	Fr-BASQ	Fr-BAZO	Fr-BUGE	Fr-CAUE
Lytoceras kizilcius	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras platypleura	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras tortum	0	0	1	0	0	0	1
Metaderoceras? pygmaeus	0	0	0	0	1	0	0
Metaderoceras apertum	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras beirense	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras clavatus	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras muticum	0	0	1	0	0	1	0
Metaderoceras muticum sensu MB	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras pseudomuticum	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras venarense	0	1	1	0	0	0	1
Miltoceras? sp.	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras furlense	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras seguenzae	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras sellae	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras taguendoufi	0	0	0	0	0	0	0
Oistoceras angulatus	0	0	1	0	0	0	1
Oistoceras figulinum	0	1	1	0	1	1	1
Paraderoceras picenum	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras aff.		0	0	0	0	0	0
birchiades	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras birchoides	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras fila	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras	0	0	0	0	0	0	0
tardecrescens							
Paramorphites acutiventris	0	0	0	0	0	0	0
Paratropidoceras numidianum	0	0	0	0	0	0	0
Parinodiceras parinodus	0	0	0	0	0	0	0
Partschiceras striatocostatum	0	0	0	0	0	0	0
Pelingoceras pseudocarinatum	0	0	0	0	0	0	0
Peripleuroceras rotundicosta	0	0	0	0	0	0	0
Phricodoceras bettonii	0	0	0	0	0	0	0
Phricodoceras faylori	1	0	0	0	1	0	0
Phricodoceras taylori sensu H	0	0	0	0	0	0	0
Phylloceras nebertinum	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras acanthobronni	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras aff. oblongum	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras amplinatrix	0	l	l	0	0	0	0
Platypleuroceras aureum	0	1	1	0	0	0	0
Platypleuroceras brevispina	0	1	1	0	0	1	0
Platypleuroceras caprarium	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras muellensis	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras nodosum	0	1	0	0	0	1	0
Polymorphites? aff. bronni	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? apenninicus	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphiles? bronni	0	1	0	0	0	0	1
Polymorphiles? prouded where:	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphiles: pseudodubari	0	0	0	0	1	1	0
Polymorphiles polymorphus	0	0	0	0	1	1	0
Prodactuliocorga auricacionas	0	1	0	1	1	0	0
Prodactylioceras days si	1	1	1	1	1	1	1
Prodactyliocerus advoel	1	0	1	1	1	1	1
Pseudonhricodoceras	U	U	U	U	U	U	U
caprariforme	0	0	0	0	0	0	0
sup any of me	I						

Fr-CAUS	Fr-CAUW	Fr-CHAR	<b>Fr-CHER</b>	Fr-CORB	Fr-DAUP	Fr-DIBA	Fr-ENCO	Fr-GARD
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	1	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	1	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	1	0	1	1	0	1	1	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	1	0	0	0	0
1	1	0	0	1	1	0	0	0
1	1	0	0	1	1	1	0	0
1	1	0	0	1	1	1	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	1	1	0	0	0	0
1	1	0	1	1	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	1	1	1	1	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	v	0	v	v	0	U	v	0

Interest kildias     0		Fr-JURA	Fr-LORR	<b>Fr-LYON</b>	Fr-MACH	Fr-NORM	Fr-OISA	Fr-PRFR
Lynocens planyplanna     0	Lytoceras kizilcius	0	0	0	0	0	0	0
Lyacersa saranan     0	Lytoceras platypleura	0	0	0	0	0	0	0
Mendareacerasi prymeas     0	Lytoceras tortum	0	0	0	0	0	1	0
Menderoceras opertam     0	Metaderoceras? pygmaeus	0	0	0	0	0	0	0
Meaderoceras heirenses     0	Metaderoceras apertum	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras clavatas     0	Metaderoceras beirense	0	0	0	0	0	0	0
Menderoverns gemmellaroi     0 <td>Metaderoceras clavatus</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Metaderoceras clavatus	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras muticum     0     0     1     1     0     0     1       Metaderoceras speudomuticum     0	Metaderoceras gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras muticum     0	Metaderoceras muticum	0	0	1	1	0	0	1
Metaderoceras pseudomuticum     0<	Metaderoceras muticum sensu MB	0	0	0	0	0	0	0
Menderoceras venarense     0	Metaderoceras pseudomuticum	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras? sp.     0	Metaderoceras venarense	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras guenzae     0	Miltoceras? sp.	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras seguenzae     0	Miltoceras furlense	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras sellae     0	Miltoceras seguenzae	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras taguendoufi     0	Miltoceras sellae	0	0	0	0	0	0	0
Obstoceras angulatus     0     0     1     0     0     0       Oxstoceras figulinum     0     0     1     0     1     0     0       Paraderoceras picenum     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramicroderoceras fil     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramicroderoceras fila     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramicroderoceras midianum     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramorphites acuiventris     0	Miltoceras taguendoufi	0	0	0	0	0	0	0
Obstaceras figuinum     0     1     0     1     0     0       Paraderoceras glicenum     0     0     0     0     0     0     0     0       paramicroderoceras birchoides     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramicroderoceras fila     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramicroderoceras     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramicroderoceras studicostantmi     0 <td>Oistoceras angulatus</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Oistoceras angulatus	0	0	1	0	0	0	0
Paraderoceras picenum     0	Oistoceras figulinum	0	0	1	0	1	0	0
Paramicroderoceras aff.     0	Paraderoceras picenum	0	0	0	0	0	0	0
birchiades     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramicroderoceras fila     0     <	Paramicroderoceras aff.	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras birchoides     0	birchiades	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras fila     0	Paramicroderoceras birchoides	0	0	0	0	0	0	0
Paramorphites acutiventris     0     0     0     0     0     0     0       Paramorphites acutiventris     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramorphites acutiventris     0     0     0     0     0     0     0     0       Paramorphites acutiventris     0 <td>Paramicroderoceras fila</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Paramicroderoceras fila	0	0	0	0	0	0	0
tardecrescens   0   0   0   0   0     Paramorphites acutiventris   0   0   0   0   0     Paratropidoceras numidianum   0   0   0   0   0     Partaropidoceras preudocarinatum   0   0   0   0   0     Peripleuroceras rotundicosta   0   0   0   0   0     Phricodoceras solutioni   0   0   0   0   0     Phricodoceras taylori   0   1   0   0   0     Phricodoceras taylori   0   0   0   0   0     Phricodoceras agenthobronni   0   0   0   0   0     Platypleuroceras agenthobronni   0   0   0   0   0     Platypleuroceras agenthobronni   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras agenthobronni   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras agenthobroni   0   0   0   0   1   1     Platypleuroceras agenthobroni   0   0 <td>Paramicroderoceras</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Paramicroderoceras	0	0	0	0	0	0	0
Paramorphites activentris     0 <td>tardecrescens</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>-</td> <td></td>	tardecrescens						-	
Paratropidoceras numidianum   0   0   0   0   0   0   0   0     Parinodiceras parinodus   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Parischiceras striatocostatum   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Pelingoceras pseudocarinatum   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras totunii   0   <	Paramorphites acutiventris	0	0	0	0	0	0	0
Partnodiceras partinodus     0 <td>Paratropidoceras numidianum</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Paratropidoceras numidianum	0	0	0	0	0	0	0
Partschiceras stratucoostatum   0   0   0   0   0   0   0   0     Pelingoceras pseudocarinatum   0   0   0   0   0   0   0     Peripleuroceras rotundicosta   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras taylori   0   1   0   1   1   0   0     Phricodoceras taylori sensu H   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras taylori sensu H   0   0   0   0   0   0   0     Phricodoceras ago acanthobronni   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras agnihinatrix   0   0   0   0   1   1   1     Platypleuroceras aprinam   0   0   0   0   1   1   1     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   1   1   1     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   1     Po	Parinodiceras parinodus	0	0	0	0	0	0	l
Petingoceras pseudocarinatum     0	Partschiceras striatocostatum	0	0	0	0	0	0	0
Perpleuroceras polundicosta     0<	Pelingoceras pseudocarinatum	0	0	0	0	0	0	0
Princodoceras betionit     0	Peripleuroceras rotunaicosta	0	0	0	0	0	0	0
Princodoceras taylori     0     1     0     1     1     0     0       Phricodoceras taylori sensu H     0     0     0     0     0     0     0     0       Phylloceras hebertinum     0     0     0     0     0     0     0     0       Platypleuroceras canthobronni     0     0     0     0     0     0     0     0       Platypleuroceras agif. oblongum     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     1     1     1     1     1     1     1     1     1     1     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     0     1	Phricodoceras bettonii	0	0	0	0	0	0	0
Princoacceras habertinum     0 <td>Phricodoceras taylori</td> <td>0</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>1</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>0</td>	Phricodoceras taylori	0	1	0	1	1	0	0
Produceras neerinam   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras acanthobronni   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras aff. oblongum   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? ponni   0   0   0   0   0   0   0 <td>Phrilosopas hohortinum</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Phrilosopas hohortinum	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras actaninobronni   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras aff. oblongum   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras amplinatrix   0   0   0   0   0   0   1   0   0   1     Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   0   1   0   0   1     Platypleuroceras caprarium   0   0   0   0   0   0   1   0 <td>Phylioceras neberlinum</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Phylioceras neberlinum	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras angli obiogum   0   0   0   0   0   0   0   1   0   0   1     Platypleuroceras anglinatrix   0   0   0   0   0   0   1   0   0   1     Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   0   1   0   1     Platypleuroceras caprarium   0   0   0   0   0   0   1   0   0   1     Platypleuroceras muellensis   0	Platypleuroceras acaninobronni	0	0	0	0	0	0	0
Pratypleuroceras amplinatrix   0   0   0   1   0   0   1     Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras aureum   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras brevispina   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras caprarium   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   1     Polymorphites? aff. bronni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? apenninicus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? ponni   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites rutilans <td>Platypieuroceras ajj. obiongum</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Platypieuroceras ajj. obiongum	0	0	0	1	0	0	0
Platypleuroceras dureum   0   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras brevispina   0   0   0   0   1   0   0   1     Platypleuroceras brevispina   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras caprarium   0   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras modosum   0   0   0   0   0   0   0   0   1     Platypleuroceras modosum   0	Platypleuroceras amplinatrix	0	0	0	1	0	0	1
Platypleuroceras caprarium   0   0   0   1   0   0   1     Platypleuroceras caprarium   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras muellensis   0   0   0   0   0   0   0   0     Platypleuroceras nodosum   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? aff. bronni   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? agenninicus   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? bronni   0   0   0   0   0   0   0   0   0     Polymorphites? flexicostatus   0 </td <td>Platypleuroceras aureum</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>1</td>	Platypleuroceras aureum	0	0	0	1	0	0	1
Platypleuroceras caprarium   0	Platypleuroceras brevispina	0	0	0	1	0	0	1
Platypleuroceras maletiensis   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0   1     Polymorphites? aff. bronni   0	Platypleuroceras caprarium	0	0	0	0	0	0	1
Polymorphites? aff. bronni   0	Platypleuroceras muellensis	0	0	0	0	0	0	1
Polymorphites? alg. bronni   0	Polymorphitas 2 aff. bronni	0	0	0	0	0	0	1
Polymorphites? bronni   0	Polymorphiles? ajj. bronni	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphiles? Idexicostatus   0 <td< td=""><td>Polymorphiles? apenninicus</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>1</td><td>0</td><td>1</td></td<>	Polymorphiles? apenninicus	0	0	0	0	1	0	1
Polymorphites:   Jextcostatus   0<	Polymorphites? flavicostatus	0	0	0	0	1	0	1
Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0   0   1     Polymorphites polymorphus   0   0   0   0   0   0   0   1	Polymorphiles? neudodubari	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphiles putifiering0000001Polymorphites rutilans00000000Prodactylioceras aurigeriense00000000Prodactylioceras davoei1111000Prodactylioceras rectiradiatum00000000Pseudophricodoceras caprariforme00000000	Polymorphiles: pseudodubuli	0	0	0	0	0	0	1
Prodactylioceras aurigeriense0000000Prodactylioceras davoei1111000Prodactylioceras rectiradiatum0000000Pseudophricodoceras caprariforme0000000	Polymorphiles rutilans	0	0	0	0	0	0	0
Prodactylioceras davoei111000Prodactylioceras rectiradiatum0000000Pseudophricodoceras caprariforme00000000	Productylioceras aurigeriense	0	0	0	0	0	0	0
Productylioceras rectiradiatum111100Pseudophricodoceras caprariforme0000000	Productylioceras davoei	1	1	1	1	0	0	0
Pseudophricodoceras000000caprariforme0000000	Prodactylioceras rectiradiatum	0	0	0	0	0	0	0
<i>caprariforme</i> 0 0 0 0 0 0 0 0	Pseudophricodoceras	Ū	0	U	0	0	U	0
	caprariforme	0	0	0	0	0	0	0
Fr-QUER	Fr-RODE	<b>GI-JAME</b>	Gr-EPIR	Ho-BAKO	Ho-VILL	It-CAGL	It-CAMA	It-CETO
---------	---------	----------------	---------	---------	---------	---------	---------	---------
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	1	1	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
1	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
			°			°		
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	1	1	1	1	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

Lancerns kipleinas         0		It-CORF	It-FAIT	It-FILE	It-LOMB	It-MACE	It-TAOR	Lu-LUXE
Laborers planpleura         0         0         0         0         0         0           Metuderoverus 2 pygmaeus         0         0         0         0         0         0           Metuderoverus apertum         0         0         0         0         0         0         0           Metuderoverus apertum         0         0         0         0         0         0         0         0           Metuderoverus apertum         0 </td <td>Lytoceras kizilcius</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Lytoceras kizilcius	0	0	0	0	0	0	0
Integration         0         0         0         0         0         0         0           Menderocense:         page and         0         0         0         0         0         0         0           Menderocense:         0         0         0         0         0         0         0         0         0           Menderocense:         0	Lytoceras platypleura	0	0	0	0	0	0	0
Meaderocerus prymeus         0         0         0         0         0         0         0           Menaderocerus beirense         0         0         0         0         0         0         0           Menaderocerus beirense         0 <td>Lytoceras tortum</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Lytoceras tortum	0	0	0	0	0	0	0
Menderoverns operanm         0	Metaderoceras? pygmaeus	0	0	0	0	0	0	0
Menderoverna beirense         0	Metaderoceras apertum	0	0	0	0	0	0	0
Menderoveras clavatas         0	Metaderoceras beirense	0	0	0	0	0	0	0
Meaderoceras gemmellaroi         0 <td>Metaderoceras clavatus</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Metaderoceras clavatus	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras mutican sensa MB         0         0         0         0         0         0         0         0           Metaderoceras speadomatican         0         0         0         0         0         0         0         0           Metaderoceras speadomatican         0 <td>Metaderoceras gemmellaroi</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>1</td> <td>1</td> <td>1</td> <td>0</td>	Metaderoceras gemmellaroi	0	0	0	1	1	1	0
Metaderoceras muticum         0	Metaderoceras muticum	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras pseudomaticum         0<	Metaderoceras muticum sensu MB	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras venarense         0	Metaderoceras pseudomuticum	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras furiense         0	Metaderoceras venarense	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras squenzae         0	Miltoceras? sp.	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras seguenzae         0         0         0         1         0           Milloceras seguendoufi         0	Miltoceras furlense	0	0	0	0	0	0	0
Milloceras selace         0         0         0         1         0         1         0           Milloceras taguendoufi         0	Miltoceras seguenzae	0	0	0	0	0	1	0
Milioceras taguendoufi         0	Miltoceras sellae	0	0	0	1	0	1	0
Obstoceras angulatus         0	Miltoceras taguendoufi	0	0	0	0	0	0	0
Distoceras figulinum         0	Oistoceras angulatus	0	0	0	0	0	0	0
Paraderoceras picenum         0	Oistoceras figulinum	0	0	0	0	0	0	1
Paramicroderoceras aff.         0	Paraderoceras picenum	0	0	0	0	0	0	0
birchiades         0         0         0         0         0         0         0           Paramicroderoceras fila         0         0         0         0         0         0         0         0           Paramicroderoceras         0         0         0         0         0         0         0         0           Paramorphites acutiventris         0	Paramicroderoceras aff.		0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras birchoides         0	birchiades	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras fila         0	Paramicroderoceras birchoides	0	0	0	0	0	0	0
Paramorphites acutiventris         0         0         0         0         0         0         0           Paramorphites acutiventris         0         0         0         0         0         0         0           Paramorphites acutiventris         0         0         0         0         0         0         0         0           Paramorphites acutiventris         0         0         0         0         0         0         0         0           Paramorphites acutiventris         0 <t< td=""><td>Paramicroderoceras fila</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td></t<>	Paramicroderoceras fila	0	0	0	0	0	0	0
tardecressens       0       0       0       0       0       0         Paramophiles acutiventris       0       0       0       0       0       0         Paratorpidoceras punidiaum       0       0       0       0       0       0         Parinodiceras parinodus       0       0       0       0       0       0         Perinociceras pseudocarinatum       0       0       0       0       0       0         Peripleuroceras rotundicosta       0       0       0       0       0       0         Phricodoceras taylori       0       0       0       0       0       0       0         Phricodoceras taylori       0       0       0       0       0       0       0         Phricodoceras taylori       0       0       0       0       0       0       0         Phricodoceras taylori       0       0       0       0       0       0       0         Phricodoceras taylori       0       0       0       0       0       0       0         Phricodoceras taylori       0       0       0       0       0       0       0 <td< td=""><td>Paramicroderoceras</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td></td<>	Paramicroderoceras	0	0	0	0	0	0	0
Paramorphites acuiventris         0 <td>tardecrescens</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>-</td>	tardecrescens							-
Paratropidoceras numidianum         0<	Paramorphites acutiventris	0	0	0	0	0	0	0
Partinodiceras parinodus         0 <td>Paratropidoceras numidianum</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Paratropidoceras numidianum	0	0	0	0	0	0	0
Partschiceras stratocostatum         0         0         0         1         0         1         0           Pelingioceras pseudocarinatum         0         0         0         0         0         0         0           Peripleuroceras pseudocarinatum         0         0         0         0         0         0         0           Phricodoceras potundicosta         0         0         0         0         0         0         0         0           Phricodoceras taylori         0         0         0         0         0         0         0         0           Phricodoceras taylori sensu H         0         0         0         1         0         0         0           Platypleuroceras acanthobronni         0	Parinodiceras parinodus	0	0	0	0	0	0	0
Petingoceras pseudocarinatum         0	Partschiceras striatocostatum	0	0	0	1	0	1	0
Perpleuroceras potundicosta         0<	Pelingoceras pseudocarinatum	0	0	0	0	0	0	0
Princodoceras betionit         0	Peripleuroceras rotundicosta	0	0	0	0	0	0	0
Phricodoceras taylori         0	Phricodoceras bettonii	0	0	0	0	0	0	0
Phricodoceras taylori sensu H         0         0         0         1         0         0         0           Phylloceras hebertinum         0         0         0         1         0         1         0           Platypleuroceras acanthobronni         0         0         0         0         0         0         0         0           Platypleuroceras agfi. oblongum         0	Phricodoceras faylori	0	0	0	0	0	0	0
Phyloceras heberthuum0001010Platypleuroceras acanthobronni000000Platypleuroceras aff. oblongum000000Platypleuroceras amplinatrix000000Platypleuroceras amplinatrix000000Platypleuroceras amplinatrix000000Platypleuroceras aureum000000Platypleuroceras caprarium000000Platypleuroceras nuellensis000000Platypleuroceras nodosum000000Polymorphites? aff. bronni000000Polymorphites? bronni000000Polymorphites? pseudodubari000000Polymorphites polymorphus000000Polymorphites aurigeriense000000Prodactylioceras rectiradiatum000000Prodactylioceras000000Polymorphires000000Polymorphites polymorphus000000Prodactylioceras rectiradiatum000 <td>Phricodoceras taylori sensu H</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Phricodoceras taylori sensu H	0	0	0	1	0	0	0
Platypleuroceras acaninopronit       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras aff. oblongum       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras amplinatrix       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras aureum       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras caprarium       0 <td>Phylloceras nebertinum</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>1</td> <td>0</td>	Phylloceras nebertinum	0	0	0	1	0	1	0
Platypleuroceras aff. oblogum       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras amplinatrix       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras amplinatrix       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras aureum       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras caprarium       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras caprarium       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras muellensis       0 <td>Platypleuroceras acanthobronni</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	Platypleuroceras acanthobronni	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras amplinatrix       0 <td< td=""><td>Platypleuroceras aff. oblongum</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td></td<>	Platypleuroceras aff. oblongum	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras aureum       0       1         Platypleuroceras caprarium       0	Platypleuroceras amplinatrix	0	0	0	0	0	0	0
Platypieuroceras orevispina       0	Platypleuroceras aureum	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras caprarium       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras muellensis       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras nodosum       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? aff. bronni       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? apenninicus       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? bronni       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? flexicostatus       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? pseudodubari       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites rutilans       0       0       0       0       0       0       0         Prodactylioceras aurigeriense       0       0       0       0       0       0       0         Prodactylioceras rectiradiatum       0       0       0 </td <td>Platypleuroceras brevispina</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td> <td>1</td>	Platypleuroceras brevispina	0	0	0	0	0	0	1
Platypleuroceras materiensis       0       0       0       0       0       0       0       0         Platypleuroceras nodosum       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? aff. bronni       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? apenninicus       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? bronni       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? bronni       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? bronni       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? pseudodubari       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites polymorphus       0       0       0       0       0       0       0         Prodactylioceras aurigeriense       0       0       0       0       0       0       0         Prodactylioceras rectiradiatum       0       0       0       0       0       0       0	Platypleuroceras caprarium	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? aff. bronni       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? aff. bronni       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? apenninicus       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? bronni       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? flexicostatus       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? flexicostatus       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? pseudodubari       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites polymorphus       0       0       0       0       0       0       0       0         Prodactylioceras aurigeriense       0       0       0       0       0       0       0       0         Prodactylioceras rectiradiatum       0       0       0       0       0       0       0       0       0 <tr< td=""><td>Platypleuroceras muellensis</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td></tr<>	Platypleuroceras muellensis	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphiles? alg. bronn       0       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphiles? apenninicus       0	Platypieuroceras noaosum	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? bronni       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? bronni       0       0       0       0       1       0       0       0         Polymorphites? flexicostatus       0       0       0       0       0       1       0         Polymorphites? flexicostatus       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites? pseudodubari       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites polymorphus       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites rutilans       0       0       0       0       0       0       0         Prodactylioceras aurigeriense       0       0       0       0       0       0       0         Prodactylioceras rectiradiatum       0       0       0       0       0       0       0         Pseudophricodoceras caprariforme       0       0       0       0       0       0       0	Polymorphiles? ajj. bronni	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? flexicostatus       0 <td< td=""><td>Polymorphites? bronni</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td></td<>	Polymorphites? bronni	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites:       jextcostatus       0       0       0       0       0       1       0         Polymorphites?       pseudodubari       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites polymorphus       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites rutilans       0       0       0       0       0       0       0         Prodactylioceras aurigeriense       0       0       0       0       0       0       0         Prodactylioceras rectiradiatum       0       0       0       0       0       0       0         Pseudophricodoceras caprariforme       0       0       0       0       0       0       0	Polymorphites? flavicostatus	0	0	0	1	0	1	0
Polymorphites:       pseudoduburt       0       0       0       0       0       0       0       0       0         Polymorphites polymorphus       0	Polymorphites? pseudodubari	0	0	0	0	0	1	0
Polymorphics polymorphils000000Polymorphites rutilans0000000Prodactylioceras aurigeriense0000000Prodactylioceras davoei00000000Prodactylioceras rectiradiatum00000000Pseudophricodoceras caprariforme00000000	Polymorphiles: pseudoduburt	0	0	0	0	0	0	0
Prodactylioceras aurigeriense000000Prodactylioceras davoei0000000Prodactylioceras rectiradiatum0000000Pseudophricodoceras caprariforme0000000	Polymorphiles rutilans	0	0	0	0	0	0	0
Prodactylioceras davoei000000Prodactylioceras rectiradiatum0000001Pseudophricodoceras caprariforme0000000	Prodactylioceras aurigeriense	0	0	0	0	0	0	0
Productylioceras rectiradiatum0000000Pseudophricodoceras caprariforme0000000	Prodactylioceras davoei	0	0	0	0	0	0	1
Pseudophricodoceras000000caprariforme000000	Prodactylioceras rectiradiatum	0	0	0	0	0	0	0
<i>caprariforme</i> 0 0 0 0 0 0 0 0	Pseudophricodoceras	Ū	U	0	0	U	U	U
	caprariforme	0	0	0	0	0	0	0

Ma-BSOR	Ma-HABM	Ma-HABR	Ma-HAMI	Ma-MASE	Ma-SRIF	Pl-SWIN	Po-ALGA	Po-BEIR
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	1	1	1	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0
1	0	1	0	1	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1

	Po-COIM	Ro-BANA	Ro-BIHO	<b>Ro-DOBR</b>	Ro-PADU	<b>Ro-PERS</b>	SI-FATR
Lytoceras kizilcius	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras platypleura	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras tortum	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras? pygmaeus	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras apertum	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras beirense	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras clavatus	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras muticum	1	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras muticum sensu MB	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras pseudomuticum	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras venarense	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras? sp.	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras furlense	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras seguenzae	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras sellae	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras taguendoufi	0	0	0	0	0	0	0
Oistoceras angulatus	0	0	0	0	0	0	0
Oistoceras figulinum	1	0	0	0	0	0	0
Paraderoceras picenum	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras aff.		0	0	0	0	0	0
birchiades	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras birchoides	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras fila	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras	0	0	0	0	0	0	0
tardecrescens				-			
Paramorphites acutiventris	0	0	0	0	0	0	0
Paratropidoceras numidianum	0	0	0	0	0	0	0
Parinodiceras parinodus	0	0	0	0	0	0	0
Partschiceras striatocostatum	0	0	0	0	0	0	0
Pelingoceras pseudocarinatum	0	0	0	0	0	0	0
Peripleuroceras rotunaicosta	0	0	0	0	0	0	0
Phricodoceras bettonii	0	0	0	0	0	0	0
Phricodoceras taylori	0	0	0	0	0	0	0
Phyllocorga hobertinum	0	0	0	0	0	0	0
Platyplaurocaras acanthobronni	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras aff. oblongum	0	0	0	0	0	0	0
Platurlauro coras amplinatrix	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras auroum	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras brovisnina	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras caprarium	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras muellensis	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras nodosum	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? aff bronni	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? apenninicus	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? bronni	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? flexicostatus	0	0	0 0	0	0	0	0
Polymorphites? pseudodubari	Ő	0	0	0 0	0 0	0 0	0 0
Polymorphites polymorphus	Ő	0	Õ	0	õ	Ő	0
Polymorphites rutilans	0 0	0 0	0 0	0 0	Ő	0 0	0 0
Prodactylioceras aurigeriense	0 0	0 0	0 0	0 0	Ő	0 0	0 0
Prodactylioceras davoei	0	0	0	0	0	0	1
Prodactylioceras rectiradiatum	0	0	0	0	0	0	0
Pseudophricodoceras	1.	C	0	C	C	ĉ	C
caprariforme	1	0	U	0	0	0	0

SI-KSLO	Su-SKAN	Ts-ZAGH	Tu-LYCI	Tu-POAK	Tu-POAN	<b>Tu-PONE</b>	<b>Tu-PONW</b>	UK-DORS
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	1	0	0	1	1	1	0
1	0	1	1	1	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	U	0	U	0	0

	UK-GLOU	UK-LEIC	UK-LINC	UK-MIDL	UK-MULL	UK-RAAS	UK-SOME	UK-YORK
Lytoceras kizilcius	0	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras platypleura	0	0	0	0	0	0	0	0
Lytoceras tortum	0	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras? pygmaeus	0	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras apertum	0	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras beirense	0	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras clavatus	0	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras gemmellaroi	0	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras muticum	0	0	0	0	0	0	0	1
Metaderoceras muticum sensu MB	0	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras pseudomuticum	0	0	0	0	0	0	0	0
Metaderoceras venarense	0	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras? sp.	0	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras furlense	0	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras seguenzae	0	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras sellae	0	0	0	0	0	0	0	0
Miltoceras taguendoufi	0	0	0	0	0	0	0	0
Oistoceras angulatus	1	0	1	0	0	0	0	1
Oistoceras figulinum	1	0	1	0	0	1	0	1
Paraderoceras picenum	0	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras aff.		0	0	0	0	0	0	0
birchiades	0	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras birchoides	0	0	0	0	0	0	0	0
Paramicroderoceras fila	0	0	0	0	0	0	1	0
Paramicroderoceras	0	0	0	0	0	0	0	0
tardecrescens		0	0	0	0	0	0	0
Paramorphites acutiventris	0	0	0	0	0	0	0	0
Paratropidoceras numidianum	0	0	0	0	0	0	0	0
Parinodiceras parinodus	1	0	0	0	0	0	1	1
Partschiceras striatocostatum	0	0	0	0	0	0	0	0
Pelingoceras pseudocarinatum	0	0	0	0	0	0	0	0
Peripleuroceras rotundicosta	0	0	0	0	0	0	1	0
Phricodoceras bettonii	0	0	0	0	0	0	0	0
Phricodoceras taylori	0	0	0	0	0	0	1	1
Phricodoceras taylori sensu H	0	0	0	0	0	0	0	0
Phylloceras hebertinum	0	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras acanthobronni	0	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras aff. oblongum	0	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras amplinatrix	0	0	0	0	0	0	1	0
Platypleuroceras aureum	0	0	0	0	0	0	0	1
Platypleuroceras brevispina	0	0	0	0	0	1	1	1
Platypleuroceras caprarium	0	0	0	0	0	1	0	1
Platypleuroceras muellensis	0	0	0	0	0	0	0	0
Platypleuroceras nodosum	0	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? aff. bronni	0	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? apenninicus	0	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? bronni	0	0	0	0	0	0	0	1
Polymorphites? flexicostatus	0	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites? pseudodubari	0	0	0	0	0	0	0	0
Polymorphites polymorphus	1	0	1	0	0	1	0	1
Polymorphites rutilans	0	0	0	0	0	0	0	1
Prodactylioceras aurigeriense	0	0	0	0	0	0	0	0
Prodactylioceras davoei	0	0	0	0	0	0	0	0
Prodactylioceras rectiradiatum	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudophricodoceras	0	0	0	0	0	0	0	0
caprariforme	0	0	0	0	0	0	0	0

	Ab-LEFT	Ag-CHEL	Al-AMBE	Al-BAVA	Al-DONA	Al-GOTT	Al-OSNA
Pseudophricodoceras dayiforme	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoskirroceras mastodon	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras buvigneri	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras complanosum	0	0	0	0	0	0	1
Radstockiceras pseudosaemanni	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras wiltshieri	1	1	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras aegrum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras incertum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras indunense	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras obesum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras praeincertum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras subcrassum	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras planulatum	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras sp. nov.	0	0	0	0	0	0	0
Sphaenoacanthites		0	0	0	0	0	0
costotuberculatum	0	0	0	0	0	0	0
Spiniclaviceras spirale	0	0	0	0	0	0	0
Tetraspidoceras evolutum	0	0	0	0	0	0	0
Tetraspidoceras quadrarmatum	0	0	0	0	0	1	0
Tragophylloceras carinatum	0	0	0	0	0	1	0
Tragophylloceras ibex	0	0	0	0	0	0	1
Tragophylloceras loscombi	0	0	0	0	0	0	1
Tragophylloceras numismale	0	0	0	0	0	0	1
Tragophylloceras undulatum	0	0	0	0	1	0	1
Tropidoceras calliplocum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras demonense	1	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras densicosta	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras erythraeum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras flandrini	1	1	0	0	0	0	0
Tropidoceras masseanum	0	0	0	1	0	0	0
Tropidoceras mediterraneum	0	1	0	0	0	0	0
Tropidoceras obtusum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras orientale	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras semilaevis	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahli	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahliforme	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras sulcatus	1	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli	0	1	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli sensu AM	0	0	0	0	0	0	0
Tunisiceras insolitus	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? juraphyllitoides	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? sp.nov	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia confusa	0	0	0	0	0	0	1
Uptonia jamesoni	0	0	0	1	0	0	1
Uptonia lata	0	0	0	0	1	0	1
Vicininodiceras gollingense	0	1	0	0	0	0	0
Vicininodiceras simplicicosta	0	0	0	0	0	0	0
Villania callomoni	0	0	0	0	0	0	0
Villania densilobata	0	0	0	0	0	0	0
Zaghouanites arcanum	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras mangoldi	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras iudicariense sensu GM	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras zetes	1	1	0	0	0	0	0

Al-OSTR	Al-PLIE	Al-SGIT	Al-WUTA	Au-ENZE	Au-LIEN	Au-SALZ	Au-VORA	<b>Bu-BALK</b>
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	1	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
1	1	0	1	0	0	0	1	0
1	0	1	1	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	1	0	0	0	0	1	0	0
1	1	0	1	1	0	0	1	1
0	0	0	0	1	0	0	1	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	0	0
0	1	0	0	0	0	1	0	0
1	1	1	1	0	0	1	1	1
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	U	1	0	1	1	0
0	0	0	0	1	0	1	1	0

	<b>Bu-KOTE</b>	<b>CH-BIVI</b>	<b>CH-HELV</b>	CH-KLSC	CH-PRSU	CH-TESS	Da-BORN
Pseudophricodoceras dayiforme	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoskirroceras mastodon	0	0	0	0	0	1	0
Radstockiceras buvigneri	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras complanosum	0	0	0	0	0	0	1
Radstockiceras pseudosaemanni	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras wiltshieri	0	0	0	0	0	1	0
Reynesocoeloceras aegrum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras incertum	0	0	0	0	0	1	0
Reynesocoeloceras indunense	0	0	0	0	0	1	0
Reynesocoeloceras obesum	0	0	0	0	0	1	0
Reynesocoeloceras praeincertum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras subcrassum	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras planulatum	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras sp. nov.	0	0	0	0	0	0	0
Sphaenoacanthites	0	0	0	0	0	0	0
costotuberculatum	0	0	0	0	0	0	0
Spiniclaviceras spirale	0	0	0	0	0	0	0
Tetraspidoceras evolutum	0	0	0	0	0	0	0
Tetraspidoceras quadrarmatum	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras ibex	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras loscombi	0	0	0	0	1	0	0
Tragophylloceras numismale	0	0	0	0	0	0	1
Tragophylloceras undulatum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras calliplocum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras demonense	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras densicosta	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras erythraeum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras flandrini	0	0	0	0	0	1	0
Tropidoceras masseanum	1	0	0	1	1	0	0
Tropidoceras mediterraneum	0	0	0	0	0	1	0
Tropidoceras obtusum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras orientale	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras semilaevis	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahli	0	1	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahliforme	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras sulcatus	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli	0	0	0	0	0	1	0
Tropidoceras zitteli sensu AM	0	0	0	0	0	0	0
Tunisiceras insolitus	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? juraphyllitoides	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? sp.nov	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia confusa	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia jamesoni	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia lata	1	0	0	0	0	1	1
Vicininodiceras gollingense	0	0	0	0	0	0	0
Vicininodiceras simplicicosta	0	1	0	0	0	0	0
Villania callomoni	0	0	0	0	0	0	0
Villania densilobata	0	0	0	0	0	0	0
Zaghouanites arcanum	0	0	0	0	0	1	0
Zamaiceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras mangoldi	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras iudicariense sensu GM	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras zetes	0	0	0	0	0	1	0

Es-ASTU	Es-BEAR	Es-BEJA	<b>Es-BENE</b>	Es-BIDA	Es-IBNE	Es-IBNW	Es-SIMA	Fr-ALNO
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0

	Fr-ALSU	<b>Fr-ARIE</b>	Fr-AUXO	Fr-BASQ	Fr-BAZO	<b>Fr-BUGE</b>	Fr-CAUE
Pseudophricodoceras dayiforme	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoskirroceras mastodon	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras buvigneri	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras complanosum	0	0	1	0	0	1	0
Radstockiceras pseudosaemanni	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras wiltshieri	0	0	0	0	0	0	1
Reynesocoeloceras aegrum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras incertum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras indunense	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras obesum	0	0	0	0	0	0	1
Reynesocoeloceras praeincertum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras subcrassum	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras planulatum	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras sp. nov.	0	0	0	0	0	0	0
Sphaenoacanthites	0	0	0	0	0	0	0
costotuberculatum	0	0	0	0	0	0	0
Spiniclaviceras spirale	0	0	0	0	0	0	0
Tetraspidoceras evolutum	0	0	0	0	0	0	0
Tetraspidoceras quadrarmatum	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras carinatum	0	0	0	0	0	0	1
Tragophylloceras ibex	0	0	1	0	0	0	0
Tragophylloceras loscombi	0	0	1	0	1	0	1
Tragophylloceras numismale	0	0	0	0	0	0	1
Tragophylloceras undulatum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras calliplocum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras demonense	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras densicosta	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras erythraeum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras flandrini	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras masseanum	0	1	0	0	0	0	1
Tropidoceras mediterraneum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras obtusum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras orientale	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras semilaevis	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahli	0	1	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahliforme	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras sulcatus	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli sensu AM	0	0	0	0	0	0	0
Tunisiceras insolitus	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? juraphyllitoides	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? sp.nov	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia confusa	0	1	0	0	0	0	1
Uptonia jamesoni	0	1	0	0	0	0	0
Uptonia lata	0	1	1	1	1	1	1
Vicininodiceras gollingense	0	0	0	0	0	0	0
Vicininodiceras simplicicosta	0	0	0	0	0	0	0
Villania callomoni	0	0	0	0	0	0	0
Villania densilobata	0	0	0	0	0	0	0
Zaghouanites arcanum	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras mangoldi	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras iudicariense sensu GM	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras zetes	0	0	0	0	0	0	0

Fr-CAUS	Fr-CAUW	Fr-CHAR	<b>Fr-CHER</b>	Fr-CORB	<b>Fr-DAUP</b>	Fr-DIBA	Fr-ENCO	Fr-GARD
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	1	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	1
0	1	0	1	0	0	1	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0
1	1	0	1	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	1	0	0	0
1	1	0	1	1	1	1	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	l	l	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	1	0	0	0	1
0	0	ů 0	0 0	0	0	0	0	1
1	1	Ő	1	1	1	1	Ő	1
0	0	Õ	0	0	0	0	0 0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Fr-JURA	Fr-LORR	<b>Fr-LYON</b>	Fr-MACH	Fr-NORM	Fr-OISA	Fr-PRFR
Pseudophricodoceras dayiforme	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoskirroceras mastodon	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras buvigneri	0	1	0	0	0	0	0
Radstockiceras complanosum	0	0	0	1	0	0	0
Radstockiceras pseudosaemanni	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras wiltshieri	0	0	0	0	1	0	0
Reynesocoeloceras aegrum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras incertum	0	0	1	0	0	0	0
Reynesocoeloceras indunense	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras obesum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras praeincertum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras subcrassum	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras planulatum	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras sp. nov.	0	0	0	0	0	0	0
Sphaenoacanthites	0	0	0	0	0	0	0
costotuberculatum	0	0	0	0	0	0	0
Spiniclaviceras spirale	0	0	0	0	0	0	0
Tetraspidoceras evolutum	0	0	0	0	0	0	1
Tetraspidoceras quadrarmatum	0	0	1	1	0	0	1
Tragophylloceras carinatum	0	0	0	0	1	0	0
Tragophylloceras ibex	0	0	0	1	1	0	0
Tragophylloceras loscombi	0	1	0	1	1	0	0
Tragophylloceras numismale	0	0	1	0	0	0	0
Tragophylloceras undulatum	0	0	0	0	1	0	0
Tropidoceras calliplocum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras demonense	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras densicosta	0	0	0	0	0	1	0
Tropidoceras erythraeum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras flandrini	0	0	0	1	0	0	0
Tropidoceras masseanum	0	0	1	1	1	1	1
Tropidoceras mediterraneum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras obtusum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras orientale	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras semilaevis	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahli	0	0	0	0	1	0	0
Tropidoceras stahliforme	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras sulcatus	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli sensu AM	0	0	0	0	0	0	0
Tunisiceras insolitus	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? juraphyllitoides	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? sp.nov	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia confusa	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia jamesoni	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia lata	0	0	1	1	1	0	1
Vicininodiceras gollingense	0	0	0	0	0	0	0
Vicininodiceras simplicicosta	0	0	0	0	0	0	0
Villania callomoni	0	0	0	0	0	0	0
Villania densilobata	0	0	0	0	0	0	1
Zaghouanites arcanum	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras mangoldi	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras iudicariense sensu GM	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras zetes	0	0	0	0	0	0	0

<b>Fr-QUER</b>	Fr-RODE	<b>GI-JAME</b>	Gr-EPIR	Ho-BAKO	Ho-VILL	It-CAGL	It-CAMA	It-CETO
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	1	1	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	1
0	0	0	0	1	0	1	0	1
0	0	0	0	1	0	1	0	1
0	0	0	0	1	0	1	0	1
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	1	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0
0	1	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
1	1	1	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	1

	It-CORF	It-FAIT	It-FILE	It-LOMB	It-MACE	It-TAOR	Lu-LUXE
Pseudophricodoceras dayiforme	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoskirroceras mastodon	0	0	0	0	0	1	0
Radstockiceras buvigneri	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras complanosum	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras pseudosaemanni	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras wiltshieri	0	0	0	0	0	1	0
Reynesocoeloceras aegrum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras incertum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras indunense	0	1	0	1	0	0	0
Reynesocoeloceras obesum	0	0	0	0	0	1	0
Reynesocoeloceras praeincertum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras subcrassum	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras planulatum	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras sp. nov.	0	0	0	0	0	0	0
Sphaenoacanthites	0	0	0	0	0	0	0
costotuberculatum	0	0	0	0	0	0	0
Spiniclaviceras spirale	0	0	0	0	0	0	0
Tetraspidoceras evolutum	0	0	0	1	0	0	0
Tetraspidoceras quadrarmatum	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras ibex	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras loscombi	0	0	0	0	0	0	1
Tragophylloceras numismale	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras undulatum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras calliplocum	0	0	0	0	1	1	0
Tropidoceras demonense	0	0	0	1	0	1	0
Tropidoceras densicosta	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras erythraeum	0	0	0	0	0	1	0
Tropidoceras flandrini	0	0	0	0	1	0	0
Tropidoceras masseanum	0	0	0	0	0	0	1
Tropidoceras mediterraneum	0	0	0	0	0	1	0
Tropidoceras obtusum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras orientale	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras semilaevis	1	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahli	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahliforme	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras sulcatus	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli sensu AM	0	0	0	0	0	0	0
Tunisiceras insolitus	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? juraphyllitoides	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? sp.nov	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia confusa	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia jamesoni	0	0	0	0	0	0	1
Uptonia lata	0	0	0	0	0	0	1
Vicininodiceras gollingense	0	0	0	0	0	0	0
Vicininodiceras simplicicosta	0	0	0	0	0	0	0
Villania callomoni	0	0	0	0	0	0	0
Villania densilobata	0	0	0	0	0	0	0
Zaghouanites arcanum	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras mangoldi	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras iudicariense sensu GM	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras zetes	0	0	0	1	0	0	0

Ma-BSOR	Ma-HABM	Ma-HABR	Ma-HAMI	Ma-MASE	Ma-SRIF	Pl-SWIN	Po-ALGA	Po-BEIR
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	1	1	0	0	0
1	0	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	1	0	1	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	U	0	0	0	0	U	0	0
0	0	0	0	0	U	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
U	U	U	U	U	U	U	U	U

	Po-COIM	Ro-BANA	Ro-BIHO	<b>Ro-DOBR</b>	Ro-PADU	<b>Ro-PERS</b>	SI-FATR
Pseudophricodoceras dayiforme	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoskirroceras mastodon	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras buvigneri	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras complanosum	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras pseudosaemanni	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras wiltshieri	1	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras aegrum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras incertum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras indunense	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras obesum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras praeincertum	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras subcrassum	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras planulatum	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras sp. nov.	0	0	0	0	0	0	0
Sphaenoacanthites		0	0	0	0	0	0
costotuberculatum	0	0	0	0	0	0	0
Spiniclaviceras spirale	0	0	0	0	0	0	0
Tetraspidoceras evolutum	0	0	0	0	0	0	0
Tetraspidoceras quadrarmatum	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras ibex	1	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras loscombi	1	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras numismale	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras undulatum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras calliplocum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras demonense	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras densicosta	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras erythraeum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras flandrini	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras masseanum	1	1	1	1	0	0	0
Tropidoceras mediterraneum	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras obtusum	0	1	0	0	0	0	0
Tropidoceras orientale	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras semilaevis	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahli	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahliforme	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras sulcatus	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli sensu AM	0	0	0	0	0	0	0
Tunisiceras insolitus	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? juraphyllitoides	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? sp.nov	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia confusa	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia jamesoni	1	0	0	0	0	0	0
Uptonia lata	0	1	0	0	1	1	1
Vicininodiceras gollingense	0	0	0	0	0	0	0
Vicininodiceras simplicicosta	0	0	0	0	0	0	0
Villania callomoni	0	0	0	0	0	0	0
Villania densilobata	0	0	0	0	0	0	0
Zaghouanites arcanum	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras mangoldi	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras iudicariense sensu GM	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras zetes	0	0	0	0	0	0	0

SI	KSLO	Su-SKAN	Ts-ZAGH	Tu-LYCI	Tu-POAK	<b>Tu-POAN</b>	<b>Tu-PONE</b>	<b>Tu-PONW</b>	UK-DORS
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	1	1	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	0	0	0	1
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	0	1	1	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	1	1	0	0
	1	0	1	0	0	0	1	0	0
	1	0	0	0	0	1	0	1	1
	0	0	1	0	0	0	1	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	1	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	1	0	0	0	0	1	1	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
_	1	0	0	0	1	0	1	1	0
		-	-	-		-			-

	UK-GLOU	UK-LEIC	UK-LINC	UK-MIDL	UK-MULL	UK-RAAS	UK-SOME	UK-YORK
Pseudophricodoceras dayiforme	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoskirroceras mastodon	0	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras buvigneri	0	0	0	0	0	0	1	1
Radstockiceras complanosum	0	0	0	0	0	0	1	1
Radstockiceras pseudosaemanni	0	0	0	0	0	0	0	0
Radstockiceras wiltshieri	0	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras aegrum	0	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras incertum	0	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras indunense	0	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras obesum	0	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras praeincertum	0	0	0	0	0	0	0	0
Reynesocoeloceras subcrassum	0	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras planulatum	0	0	0	0	0	0	0	0
Sinuiceras sp. nov.	0	0	0	0	0	0	0	0
Sphaenoacanthites	0	0	0	0	0	0	0	0
costotuberculatum	0	0	0	0	0	0	0	0
Spiniclaviceras spirale	0	0	0	0	0	0	0	0
Tetraspidoceras evolutum	0	0	0	0	0	0	0	0
Tetraspidoceras quadrarmatum	0	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras carinatum	1	0	0	0	0	0	0	0
Tragophylloceras ibex	1	0	0	1	0	0	1	0
Tragophylloceras loscombi	0	0	0	0	0	0	0	1
Tragophylloceras numismale	0	0	0	0	0	0	1	1
Tragophylloceras undulatum	0	0	0	0	0	0	1	0
Tropidoceras calliplocum	0	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras demonense	0	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras densicosta	0	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras erythraeum	0	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras flandrini	0	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras masseanum	0	0	0	0	0	0	0	1
Tropidoceras mediterraneum	0	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras obtusum	1	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras orientale	0	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras semilaevis	0	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahli	0	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras stahliforme	0	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras sulcatus	0	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli	0	0	0	0	0	0	0	0
Tropidoceras zitteli sensu AM	0	0	0	0	0	0	0	0
Tunisiceras insolitus	0	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? juraphyllitoides	0	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia? sp.nov	0	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia confusa	0	0	0	0	0	0	0	0
Uptonia jamesoni	0	0	0	0	1	0	1	1
Uptonia lata	1	0	0	0	0	1	1	1
Vicininodiceras gollingense	0	0	0	0	0	0	0	0
Vicininodiceras simplicicosta	0	0	0	0	0	1	1	0
Villania callomoni	0	0	0	0	0	0	0	0
Villania densilobata	0	0	0	0	0	0	0	0
Zaghouanites arcanum	0	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras carinatum	0	0	0	0	0	0	0	0
Zamaiceras mangoldi	0	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras iudicariense sensu GM	0	0	0	0	0	0	0	0
Zetoceras zetes	0	0	0	0	0	0	0	0

## **ANNEXE 3**

Dévelopment méthodologique associé à l'article publié dans la revue Palaeontology.

### Upper bound regression

SDD scatterplots may depart from the expected linear relationship and may be polygonal in outline (typically a triangle in the lower left corner of the diagram; e.g. Maloney & Munguia, 2011, Astorga et al., 2012 ; Wetzel et al., 2012 ; Nekola & White, 2014). In that case, it may be informative to complement the linear regression calculated on the overall scatterplot by a description of the relationship between maximum taxonomic similarity values and geographical distance. Indeed, the upper bound of such a scatterplot often shows a strong and obvious linear decrease, whereas the slope of the lower bound is frequently weak or null, leading to a poorly defined overall regression. We used the method developed by Blackburn et al. (1992) to calculate a linear regression characterizing the upper bound of polygonal scatterplots (hereafter referred to as "upper bound regression"). This method follows two main steps: (i) the SDD plot is divided into a number of equal geographic distance classes, and (ii) the highest similarity value for each class is selected to calculate the upper bound regression (see R script hereafter). Here we used 20 classes of geographic distance. This number was empirically determined as the best compromise of two criteria: the stability of the upper bound regression slope (Blackburn et al., 1992) and the highest coefficient of determination  $(r^2_{ub})$  associated to the regression. Supp. Fig. 3.1 and Supp Table 3.1 display the results obtained using this method. Only the results at the locality/species level are shown in the Supp. Fig. 3.1 in order to lighten the manuscript.



**Supplementary figure 3.1.** Similarity distance decay calculated at the locality/species level for the NWE province (A-C), the MED province (D-F), and the western Tethys (G-I) for each biochronozone of the early Pliensbachian. Only localities with at least 4 species are considered in these analyses. The black lines of the graphs are the simple linear regressions on the whole scatterplots and the red lines are the upper bound regressions (calculated on the red dots, see R program and Blackburn et al., 1992) together with their 95% confidence intervals (grey areas).

phyle	Grain size / ogenetic level	loc	ality/spec	cies	clu	ster/spec	cies	clı	uster/claa	le
	Data <sup>n</sup>	51	48	23	51	48	23	15	12	7
	Data N	31	37	32	10	10	10	9	9	7
	<sub>₹</sub> Slope	-5.29E-05	-8.19E-05	-9.49E-05	-10E-05	-9.65E-05	-7.36E-05	-5.58E-05	-3.95E-05	-3.44E-05
Ge	·z Intercept	0.339	0.371	0.507	0.492	0.510	0.582	0.545	0.574	0.643
ine	Std error	0.009	0.008	0.009	0.031	0.026	0.019	0.035	0.029	0.022
0	$\frac{1}{2}$ $r^2$	0.055	0.100	0.166	0.232	0.305	0.319	0.187	0.170	0.149
d	d lass	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<0.001	<<0.001	<<0.001	0.061	0.163	0.109
VE	рм	0.013	0.001	0.001	0.014	0.001	0.002	0.155	0.150	0.085
N	puno Slope	-14.22E-05	-11.8E-05	-9.42E-05						
	d Intercept	0.611	0.623	0.67						
	$\Box$ $r^2_{ub}$	0.701	0.693	0.669						
	n Data	98	77	37	100	78	37	20	17	8
	N	23	25	17	7	7	6	7	7	5
	E Slope	-3.58E-05	-4.15E-05	-4.26E-05	-1.56E-05	-4.89E-05	-9.36E-05	-0.28E-05	-0.87E-05	-5.53E-05
ce	·ਤੱਡ Intercept	0.256	0.309	0.328	0.325	0.47	0.506	0.495	0.520	0.668
<b>in</b>	Std error	0.014	0.013	0.022	0.036	0.042	0.075	0.050	0.031	0.07
ro,	$\frac{1}{2}$ $r^2$	0.122	0.122	0.059	0.055	0.300	0.278	0.001	0.025	0.225
īd	d as	<<0.001	<<0.001	0.003	0.299	0.009	0.045	0.887	0.500	0.162
ED	рм	0.004	0.001	0.024	0.217	0.021	0.087	0.409	0.340	0.183
Μ	Slope uois	-6.67E-05	-5.39E-05	-8.50E-05						
	d S Intercept	0.536	0.543	0.544						
	$\Gamma$ $r^2_{ub}$	0.621	0.623	0.48						
	n Data	128	100	45	129	101	45	23	18	9
	N	54	62	48	17	17	17	16	16	12
	E Slope	-6.92E-05	-8.86E-05	-16E-05	-8.25E-05	-8.81E-05	-16.35E-05	-1.26E-05	-2.19E-05	-8.03E-05
<b>iys</b>		0.264	0.301	0.452	0.369	0.391	0.542	0.490	0.531	0.674
eth	Std error	0.006	0.005	0.009	0.024	0.028	0.031	0.020	0.016	0.02
Ē	$\frac{1}{2}$ $r^2$	0.211	0.252	0.315	0.232	0.216	0.358	0.012	0.049	0.418
ern	d as	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	0.220	0.014	<<0.001
este	рм	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.254	0.074	0.001
Me	Slope uois	-9.04E-05	-7.30E-05	-18.04E-05	-9.61E-05	-11.05E-05	-17.54E-05			
	Jpper b Intercept	0.623	0.621	0.764	0.564	0.616	0.728			
	$\sim$ $r^2_{ub}$	0.804	0.814	0.829	0.650	0.618	0.688			
Bi	iochronozone	JAM	IBEX	DAV	JAM	IBEX	DAV	JAM	IBEX	DAV

Table 3.1. Regression statistics for the SDD analyses of early Pliensbachian ammonites of the western Tethys.

At the locality/species, cluster/species and cluster/clade levels, only assemblages with at least, respectively 4 species, 5 species and 2 clades were retained in the analyses. Significant ordinary least-square linear regressions are in bold. Abbreviations: n, number of taxa; N, number of sites;  $r^2$ , coefficient of determination associated to the linear regressions; p, p-value associated to the linear regressions calculated using 10.000 randomizations;  $p_M$ , p-value estimating the linear association between D and ln(S+1) calculated with a Mantel permutation test;  $r^2_{ub}$ , coefficient of determination associated to the upper bound linear regressions; JAM, Jamesoni chronozone; DAV, Davoei chronozone. Programme R permettant d'effectuer une régression linéaire aux moindres carrés sur les points formant la limite supérieure d'un nuage de points (Blackburn et al., 1992) dans le cadre d'une analyse de Similarity Distance Decay (SDD).

Principe: le graphique de SDD (similarité taxinomique inter-assemblages en fonction de la distance géographique les séparant) est divisé en un nombre défini de classes de distances géographiques, puis la régression linéaire est effectuée sur les points correspondant aux valeurs maximales de similarité au sein de chaque classe (1 point par classe).

#### Arguments:

-FileDist: fichier au format .txt contenant une matrice de distances géographiques inter-assemblages dont seul le triangle supérieur est rempli

-FileSim: fichier au format .txt contenant une matrice de similarité taxinomique inter-assemblages (e.g. calculée avec l'indice de Sorensen)

-nboot: valeur numerique renseignant le nombre de bootstraps à effectuer sur les points ayant servi à calculer la régression linéaire

-intervalClass: intervalle de nombre de classes de l'on souhaite. Ex: pour 21 découpages différents allant de 5 à 20 classes, on code c(4,20)

#### Sorties du programme:

-coordonnées des points sur lesquels sont effectuées les régressions linéaires pour chaque découpage testé -ordonnées à l'origine, coefficients directeurs et coefficients de détermination des régressions linéaires pour chaque découpage testé

-données bootstrap: ordonnées à l'origine, coefficients directeurs, limites supérieures et inférieurs des intervalles de confiance à 95% (IC) associés aux régressions linéaires, médianes des IC, aires des IC

-sorties graphiques: graphiques de la variation (1) de l'ordonnée à l'origine des régressions linéaires en fonction du nombre de classes choisies (découpage), (2) du coefficient directeur des régressions linéaires en fonction du nombre de classes choisies, et (3) de l'étendue de l'IC des régressions linéaires en fonction du nombre de classes choisies

-si is.plot=TRUE: graphiques des relations de SDD avec régression linéaire sur le toit du nuage de points et IC pour chaque découpage choisi

```
fun<-function(V){
as.numeric(names(which(V==max(V))))

fun2<-function(idx,v){
mean(v[idx])
}
fun3<-function(idx,f1){
case<-as.numeric(names(idx))[1]
round(f1,10)==round(case,10)
}</pre>
```

Blackburn<-function(FileDist,FileSim,nboot,intervalClass,is.plot=FALSE) {

```
Dist<-as.matrix(read.table(FileDist,h=T,row.names=1))
Sim<-as.matrix(read.table(FileSim,h=T,row.names=1))
nLoc<-dim(Dist)[1]
```

```
vDist<-Dist[upper.tri(Dist)]
vSim<-Sim[upper.tri(Sim)]
```

```
vSim<-log(vSim+1)
 n<-length(vDist)
 names(vSim)<-1:length(vSim)
 minmaxDist<-range(vDist)
 vClass<-intervalClass
 N<-1
if (length(intervalClass)==2){
 N<-intervalClass[2]-intervalClass[1]+1
 vClass<-intervalClass[1]:intervalClass[2]
}
VSim<-vSim
VDist<-vDist
# REGRESSION LINEAIRE SUR TOIT DU NUAGE DE POINTS
 mDist_save<-mSim_save<-matrix(NA,N,range(intervalClass)[2])
 rownames(mDist_save)<-rownames(mSim_save)<-vClass
 A<-B<-rep(NA,N)
 names(A)<-names(B)<-names(R2)<-vClass
 mA<-mB<-matrix(NA,nboot,N)
 pred<-array(NA,c(nboot,100,N))
for (i in 1:N){
 bornes<-seq(from=minmaxDist[1], to=minmaxDist[2], length.out=vClass[i]+1)
    M1<-matrix(vDist,n,vClass[i])
    M2<-matrix(rep(bornes[2:(vClass[i]+1)],n),n,vClass[i],byrow=TRUE)
    test <-M1 <= M2
    test[test==FALSE]<-NA
    v<-apply(test*matrix(1:vClass[i],n,vClass[i],byrow=TRUE),1,min,na.rm = TRUE)
    fact <-as.factor(v/max(v))
    idxmaxSim<-tapply(vSim,fact,fun,simplify=FALSE)
    mDist<-unlist(lapply(idxmaxSim,fun2,vDist))
    mSim<-unlist(lapply(idxmaxSim,fun2,vSim))
    MDist<-mDist
    MSim<-mSim
    reg<-lm(unlist(mSim)~unlist(mDist))
    slm<-summary(reg)
    a<-slm$coefficients[1,1]
    b<-slm$coefficients[2,1]
    r2<-slm$r.squared
    names(mDist)<-round(as.numeric(names(mDist))*max(v))
    names(mSim)<-round(as.numeric(names(mSim))*max(v))
    mDist_save[i,as.numeric(names(mDist))]<-mDist
    mSim_save[i,as.numeric(names(mSim))]<-mSim
    A[i]<-a
    B[i] < -b
    R2[i]<-r2
```

#### **# BOOTSTRAP**

```
vcases<--1*(1:length(vSim))
    names(vcases)<-fact
    DistSym<-Dist+t(Dist)
    Dist rand<-Sim rand<-DistSym
    for (j in 1:nboot){
       idx<-sample(length(MDist),replace=TRUE)
       mDist < -MDist[idx]
       mSim<-MSim[idx]
       v<-unlist(mSim)
       x<-unlist(mDist)
       reg < -lm(y \sim x)
       slm<-summary(reg)
       a<-slm$coefficients[1,1]
       b<-slm$coefficients[2,1]
       r2<-slm$r.squared
     mA[i,i] < -a
     mB[j,i] < -b
     newx <- seq(min(vDist), max(vDist), length.out=100)
     pred[j,,i]<-predict(reg,newdata=data.frame(x=newx))
   if (is.plot) {
    plot(vSim rand~vDist rand, cex=0.7, xlab = "Distance (km)", ylab = "ln(Similarity+1)")
    points(mSim~mDist,col="red",pch=16)
    abline(v=bornes,col="gray",lwd=0.8,lty=2)
    abline(a=a,b=b,col="red",lwd=2)
     }
     }
}
# VARIATION DE LA PENTE DE REGRESSION EN FONCTION DES DECOUPAGES
    lower02.5<-apply(mA,2,sort)[ceiling(0.025*nboot),]
    upper97.5<-apply(mA,2,sort)[round(0.975*nboot),]
    plot(apply(mA,2,median)~vClass,col="gray",type="b",ylim=c(min(lower02.5),max(upper97.5)),xlab =
"Nombre de classes (découpage)", ylab = "Ordonnée à l'origine")
    points(A~vClass,col="red",pch=16)
    segments(vClass,colMeans(mA),vClass,lower02.5)
    segments(vClass,colMeans(mA),vClass,upper97.5)
    lower02.5<-apply(mB,2,sort)[ceiling(0.025*nboot),]
    upper97.5<-apply(mB,2,sort)[round(0.975*nboot),]
    plot(apply(mB,2,median)~vClass,col="gray",type="b",ylim=c(min(lower02.5),max(upper97.5)),xlab =
"Nombre de classes (découpage)", ylab = "Pente de la droite de régression")
    points(B~vClass,col="red",pch=16)
    segments(vClass,colMeans(mB),vClass,lower02.5)
```

```
segments(vClass,colMeans(mB),vClass,upper97.5)
# INTERVALLE DE CONFIANCE A 95%
 ICmin<-ICmax<-ICmedian<-matrix(NA,100,N)
 areaIC<-rep(NA,N)
 aICmedian<-bICmedian<-r2ICmedian<-rep(NA,N)
 for (i \text{ in } 1:N)
      lower02.5<-apply(pred[,,i],2,quantile,0.025)</pre>
      medianIC<-apply(pred[,,i],2,median)</pre>
      upper97.5<-apply(pred[,,i],2,quantile,0.975)
      ICmin[,i]<-lower02.5
      ICmax[,i]<-upper97.5
      ICmedian[,i]<-medianIC
      regICmedian<-lm(medianIC~newx)
      slm<-summary(regICmedian)
      aICmedian[i]<-slm$coefficients[1,1]
      bICmedian[i]<-slm$coefficients[2,1]
      r2ICmedian[i]<-slm$r.squared
  Bornes<-seq(from=minmaxDist[1], to=minmaxDist[2], length.out=vClass[i]+1)
     if (is.plot) {
       plot(VSim \sim VDist, xlim=c(0,5000), ylim=c(0,0.7), cex=0.7, xlab = "Distance (km)", ylab =
"ln(Similarity+1)")
       points(mSim_save[i,]~mDist_save[i,],col="red",pch=16)
       abline(v=Bornes,col="gray",lwd=0.8,lty=2)
       abline(a=A[i],b=B[i],col="red",lwd=2)
       lines(newx,upper97.5)
       lines(newx,lower02.5)
       lines(newx,medianIC,col="grey70")
       }
     xpolygon<-c(newx,newx[100:1],newx[1])</pre>
     ypolygon<-c(upper97.5,lower02.5[100:1],upper97.5[1])
     areaIC[i]<-abs(sum(xpolygon[1:200]*ypolygon[2:201]-ypolygon[1:200]*xpolygon[2:201]))/2
    }
     plot(areaIC~vClass,cex=0.7,type="b",xlab = "Nombre de classes (découpage)", ylab = "Etendue de l'IC
(aire)")
```

RegLinInitiale<-

list(x\_régressions\_linéaires=mDist\_save,y\_régressions\_linéaires=mSim\_save,Interceptes\_RegLin=A,Pentes \_RegLin=B,R2\_RegLin=R2)

Bootstrap<-

list(Interceptes\_RegLinBootstraps=mA,Pentes\_RegLinBootstraps=mB,Lim\_sup\_IC=ICmax,Lim\_inf\_IC=IC min,y\_mediane\_IC=ICmedian, AireIC=areaIC)

RegLinMedianBootstrap<-

list(Interceptes\_mediane\_IC=aICmedian,Pentes\_mediane\_IC=bICmedian,R2\_mediane\_IC=r2ICmedian)

return(list(Regression\_lineaire\_initiale=RegLinInitiale,Donnees\_bootstrap=Bootstrap,Regression\_Lineaire\_s ur\_pts\_médiane\_bootstrap=RegLinMedianBootstrap)) }

The commonly accepted theoretical model of SDD for free-dispersing taxa along an environmental gradient corresponds to an exponential decrease of similarity according to geographical distance (Nekola and White, 1999). Hubbell (2001) recognizes this model but predicts that SDD curves should rather be "compound exponential" (and thus not perfectly linear when working on log-transformed similarities) as they result from the superimposition of signals of species with various geographical distributions (from endemic to cosmopolitan). Most empirical SDD relationships based on ecological data show considerable scatter around the regression line (Condit et al., 2002; McDonald et al., 2005; Steinitz et al., 2006; Rocchini et al., 2009; Maloney & Munguia, 2011; Astorga et al., 2012; Wetzel et al., 2012; Bahram et al., 2013; Nekola & McGill, 2014). Such empirical dispersions result from diverse factors that are seldom considered in the litterature and that correspond to the violation of the assumptions of free dispersal and of environmental gradient. For example, the presence of several centers of endemism (e.g., in our study, the Lusitanian and High Atlas basins; Dommergues and Mouterde, 1987; Dommergues and El Hariri, 2002) can generate low similarity values even at short geographical distances (Supp. Fig. 3.1). An additional factor, even more acute with palaeontological data, is that SDD patterns are constructed over long time intervals. The superimposition of several instantaneous SDD rates that may fluctuate over time at a high frequency also contributes to the generation of dispersed SDD patterns. However this phenomenon does not seem to have a significant effect on the dispersion of our scatterplots when compared to most neontological studies of similarity distance decay relationships.

#### Origin and treatment of null-similarity values

Null-similarity values have often been considered as a problem in the estimation of SDD relationships. Nekola and White (1999) conserved only non-zero similarity values in their analyses, whereas Steinbauer et al. (2012) recommended either to remove these values or to use generalized linear models. We tested the effect of the removal of null-similarity values with our complete ammonite dataset (i.e., including all fossil localities regardless of their species richness) at the species/locality level. Removing null-values of similarity resulted almost systematically in an increase of the regression intercepts and in a decrease of the SDD rates (Suppl. Tables 3.2 and 3.3). However, the relative contrasts of SDD rates among spatial scales and chronozones remained unchanged. This suggests that null-similarity values cannot markedly distort the observed trends.

Yet, removing null values of similarity without questioning their origin is not a trivial matter. On the one hand, it likely removes some noise generated by e.g., preservation bias or insufficient sampling effort. On the other hand, it may lead to ignore meaningful data and a genuine ecological signal. Indeed, null-values of similarity can result from actual compositional differences at short distances (linked to, e.g., functional processes such as inter-specific competition or mutual exclusion). Additionally, unless under high cosmopolitanism levels, similarity is expected to fall to zero beyond a certain geographical distance. Therefore, null-similarity values are no less informative than other, non-zero values, when studying large scale biogeographical patterns. In the case of our complete ammonite dataset (Suppl. Table 3.2), about one third of the null-similarity values corresponds to pairs of monospecific localities that mostly represent under-sampled/poorly preserved assemblages. Such paucispecific assemblages are likely to generate a noisy signal and localities with species richness < 4 species were removed prior to SDD analyses (see 2.2. Publication, p.4, Grain size). This generally resulted in a minor increase of intercepts and in a slight variation of SDD rates (Suppl. Table 3.4). Such an approach is expected to remove null-values of similarity due to poorly known assemblages only. We argue that the *a priori* removal of all null-similarity values would be too stringent and could lead to the loss of some ecologically meaningful data.

Rocchini et al. (2009) computed series of quantile regressions on SDD scatterplots and suggested that this approach could be appropriate for datasets characterized by a high number of null-similarity values because SDD rates estimated on upper quantiles are not influenced by these values. However, it is not easy to assess what is actually measured by the successive quantile regressions. The upper-bound regression approach developed by Blackburn et al. (1992) and computed in our analyses (Supp. Fig. 3.1 and Supp. Table 3.1) has also the advantage of not being influenced by null values by focusing only on the relationship between the maximum compositional similarity and the geographical distance. As such, it measures the decrease of maximum similarity reached by faunal assemblages with increasing geographical distance. Nevertheless, this method does not represent an alternative to the ordinary least square regression and is only a complementary approach.

Finally, when conducting SDD analyses, we recommend to remove samples with low species richness and to use the method of Blackburn et al. (1992) in cases where upper bounds of SDD scatterplots show a linear decrease with geographical distance.

**Supplementary table 3.2**. Regression statistics for the SDD analyses of the early Pliensbachian ammonites of the western Tethys and adjacent areas. All fossil localities are retained in the analyses, regardless of their species richness.

Gra phylog	ain size / enetic level	loc	ality/specie	25	clı	uster/specie	cluster/clade			
<u></u>	n	51	48	23	51	48	23	15	12	7
ce	Ν	52	55	51	11	11	11	11	11	11
j.	Slope	-2.954E-05	-8.556E-05	-4.701E-05	-10.21E-05	-10.61E-05	-8.222E-05	-6.846E-05	-4.679E-05	-8.636E-05
<u>10</u>	Intercept	0.227	0.293	0.309	0.474	0.495	0.577	0.504	0.564	0.598
īd	Std error	0.008	0.007	0.01	0.032	0.03	0.021	0.038	0.027	0.038
VE	$r^2$	0.008	0.078	0.015	0.223	0.26	0.289	0.086	0.078	0.119
Z	p	<< 0.001	<<0.001	<< 0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	0.030	0.038	0.001
	$p_M$	0.085	0.001	0.053	0.005	0.005	0.005	0.097	0.053	0.036
	n	100	78	37	100	78	37	20	17	8
ce	Ν	32	35	28	7	7	7	7	7	7
'n.	Slope	-2.579E-05	-2.745E-05	-4.783E-05	-1.556E-05	-4.889E-05	-8.734E-05	-0.282E-05	-0.871E-05	-7.951E-05
LO	Intercept	0.182	0.200	0.248	0.325	0.470	0.487	0.495	0.520	0.612
d	Std error	0.011	0.011	0.014	0.036	0.042	0.057	0.050	0.031	0.073
ED	$r^2$	0.049	0.044	0.116	0.055	0.300	0.436	0.001	0.025	0.281
M	р	<<0.001	<<0.001	<<0.001	0.299	0.009	0.001	0.887	0.500	0.013
	<i>р</i> <sub>м</sub>	0.001	0.006	0.001	0.217	0.021	0.012	0.409	0.340	0.050
	n	129	101	45	129	101	45	23	18	9
ys	Ν	84	90	78	18	18	18	18	18	18
eth	Slope	-5.312E-05	-6.992E-05	-8.806E-05	-8.083E-05	-9.118E-05	-13.98E-05	-0.726E-05	-3.16E-05	-8.802E-05
Ľ	Intercept	0.193	0.228	0.280	0.360	0.387	0.505	0.435	0.530	0.579
i n	Std error	0.004	0.004	0.005	0.023	0.026	0.028	0.023	0.017	0.025
ste	$r^2$	0.114	0.174	0.179	0.228	0.232	0.378	0.002	0.079	0.222
we	р	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	0.560	<<0.001	<<0.001
	<i>р</i> м	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.377	0.021	0.006
Bioc	hronozone	IAM	IBEX	DAV	IAM	IBEX	DAV	IAM	IBEX	DAV

Abbreviations:  $r^2$ , coefficient of determination associated to the linear regressions; p, p-value associated to the linear regressions calculated using 10.000 randomizations;  $p_M$ , p-value estimating the linear association between D and ln(S+1) calculated with a Mantel permutation test;  $r^2_{ub}$ , coefficient of determination associated to the linear regressions on the upper bound of the scatterplots.

Gra	in size /	loc	ality/on ania	96	al	ustor/spoi	96	0	Juston / alad	
phyloge	enetic level	wc	uiiiy/specie	3	CL	usier/specie	3	ι	iusier/ciuue	
	n	51	48	23	51	48	23	15	12	7
ICe	Ν	31	37	32	10	10	10	9	9	7
vir	Slope	-2.448E-05	-5.197E-05	-2.672E-05	-10.35E-05	-11.450E-05	-8.884E-05	-6.846E-05	-4.134E-05	-6.691E-05
ro	Intercept	0.303	0.328	0.370	0.478	0.501	0.578	0.504	0.567	0.586
d J	Std error	0.007	0.006	0.008	0.030	0.030	0.021	0.038	0.029	0.037
VE	$r^2$	0.012	0.054	0.010	0.261	0.289	0.320	0.086	0.056	0.080
ź	р	< 0.001	<<0.001	0.001	0.260	<<0.001	<<0.001	0.029	0.080	0.037
	<i>р</i> <sub>м</sub>	0.099	<<0.001	0.050	0.003	0.002	0.001	0.089	0.110	0.097
	n	98	77	37	100	78	37	20	17	8
ICe	Ν	23	25	17	7	7	6	7	7	5
vin	Slope	-1.920E-05	-2.418E-05	-3.836E-05	-1.556E-05	-4.889E-05	-6.242E-05	-0.2824E-05	-0.8711E-05	-4.836E-05
ro	Intercept	0.248	0.278	0.325	0.325	0.470	0.447	0.495	0.521	0.557
d	Std error	0.012	0.010	0.013	0.036	0.043	0.065	0.051	0.031	0.077
ED	$r^2$	0.035	0.050	0.104	0.056	0.301	0.214	0.001	0.025	0.108
W	р	<0.001	<<0.001	<<0.001	0.308	0.009	0.048	0.890	0.492	0.159
	<i>р</i> <sub>м</sub>	0.001	0.006	<0.001	0.221	0.023	0.014	0.381	0.317	0.055
	n	128	100	45	129	101	45	23	18	9
iys	Ν	54	62	48	17	17	17	16	16	12
eth	Slope	-4.510E-05	-4.791E-05	-6.046E-05	-8.406E-05	-7.876E-05	-11.420E-05	-1.114E-05	-3.303E-05	-6.635E-05
Ē	Intercept	0.285	0.295	0.358	0.391	0.390	0.517	0.450	0.538	0.574
rn	Std error	0.005	0.004	0.006	0.022	0.025	0.027	0.022	0.172	0.021
ste	$r^2$	0.097	0.108	0.100	0.284	0.201	0.288	0.007	0.084	0.194
WG	р	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	0.332	<0.001	<<0.001
F	Рм	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	0.364	0.021	0.003
Bioch	ronozone	JAM	IBEX	DAV	JAM	IBEX	DAV	JAM	IBEX	DAV

**Supplementary table 3.3**. Regression statistics for the SDD analyses of the early Pliensbachian ammonites of the western Tethys and adjacent areas without null-similarity values.

Abbreviations:  $r^2$ , coefficient of determination associated to the linear regressions; p, p-value associated to the linear regressions calculated using 10.000 randomizations;  $p_M$ , p-value estimating the linear association between D and ln(S+1) calculated with a Mantel permutation test;  $r^2_{ub}$ , coefficient of determination associated to the linear regressions on the upper bound of the scatterplots.

**Supplementary table 3.4**. Regression statistics for the SDD analyses of early Pliensbachian ammonites of the western Tethys and adjacent areas, with successive removal of localities containing only 1, 2 and up to 7 species.

				analyses, re	egardless of th	eir species		
richness.								
Grain si	ize and	l ph	ylogenetic level	locality/species				
			N (assemblages)	52	55	51		
e		E	Slope	-2.954E-05	-8.556E-05	-4.701E-05		
Ϊ	sic	ioi	Intercept	0.227	0.293	0.309		
A 0	las	res	$r^2$	0.008	0.078	0.015		
L I	, U	- ES	р	<< 0.001	<<0.001	<< 0.001		
		н	<i>р</i> <sub><i>M</i></sub>	0.085	0.001	0.053		
			N (assemblages)	32	35	28		
ce		E	Slope	-2.579E-05	-2.745E-05	-4.783E-05		
Ë, G	sic	io	Intercept	0.182	0.200	0.248		
EN 0	las	res	$r^2$	0.049	0.044	0.116		
l Id	, U	- <u>B</u> ə	р	<< 0.001	<<0.001	<< 0.001		
		Я	<i>р</i> <sub><i>M</i></sub>	0.001	0.006	0.001		
			N (assemblages)	84	90	78		
a s		-	Slope	-5.312E-05	-6.992E-05	-8.806E-05		
er. hy	sic	sio	Intercept	0.193	0.228	0.280		
Cet est	las	res	$r^2$	0.114	0.174	0.179		
βĽ	0	- Ge	р	<< 0.001	<<0.001	<<0.001		
		I	<i>р</i> <sub>М</sub>	0.001	0.001	0.001		
Biochronozone			nozone	JAM	IBEX	DAV		

Only assemblages with at least 2						
species ar	re retained in	the analyses.				
le	ocality/spec	ries				
41	44	41				
-3.006e-05	-8.483e-05	-8.443e-05				
2.816e-01	3.406e-01	4.277e-01				
0.012	0.087	0.079				
0.001	<< 0.001	<< 0.001				
0.080	0.001	0.006				
29	30	22				
-3.678e-05	-4.083e-05	-6.210e-05				
2.348e-01	2.743e-01	3.113e-01				
0.106	0.112	0.118				
<< 0.001	<< 0.001	<< 0.001				
0.001	0.001	0.001				
70	74	62				
-6.387e-05	-7.844e-05	-1.329e-04				
2.360e-01	2.704e-01	3.793e-01				
0.175	0.220	0.261				
<< 0.001	<< 0.001	<< 0.001				
0.001	0.001	0.001				
JAM	IBEX	DAV				

Only assemblages with at least 3							
species are retained in the analyses.							
locality/species							
36	42	37					

	~ ~	
36	42	37
-4.235e-05	-8.343e-05	-1.024e-04
3.267e-01	3.506e-01	4.727e-01
0.033	0.091	0.133
<< 0.001	<< 0.001	<< 0.001
0.020	0.002	0.001
26	28	18
-3.374e-05	-4.801e-05	-4.408e-05
2.416e-01	3.109e-01	3.160e-01
0.101	0.169	0.054
<< 0.001	<< 0.001	0.004
0.002	0.001	0.016
62	70	54
-6.733e-05	-8.375e-05	-1.485e-04
2.570e-01	2.871e-01	4.182e-01
0.189	0.250	0.274
<< 0.001	<< 0.001	<< 0.001
0.001	0.001	0.001
JAM	IBEX	DAV

Only assemblages with at least 4 species are retained in the analyses (as in Table 1).

All fossil localities are retained in the

Grai	n siz	ze and	l ph	ylogenetic level	locality/species					
				N (assemblages)	31	37	32			
5	e		E	Slope	-5.287E-05	-8.194E-05	-9.489E-05			
VE	'n	sic	sio	Intercept	0.339	0.371	0.507			
2	prov	las	res	$r^2$	0.055	0.100	0.166			
		0	- BB	р	<< 0.001	<<0.001	<<0.001			
			-	<i>р</i> <sub>м</sub>	0.013	0.001	0.001			
			regression	N (assemblages)	23	25	17			
	/ince			Slope	-3.585E-05	-4.153E-05	-4.256E-05			
MED		sic		Intercept	0.256	0.309	0.328			
	5	las		$r^2$	0.122	0.122	0.059			
	d	0		p	<<0.001	<<0.001	0.003			
				<i>р</i> <sub>м</sub>	0.004	0.001	0.024			
				N (assemblages)	54	62	48			
a	Ś		E	Slope	-6.924E-05	-8.861E-05	-16E-05			
er	hy	sic	sio	Intercept	0.264	0.301	0.452			
est	Let	las	regres	$r^2$	0.211	0.252	0.315			
M		0		p	<<0.001 <<0.001		<<0.001			
				<i>р</i> <sub>м</sub>	0.001	0.001	0.001			
Biochronozone			nozone	JAM	IBEX	DAV				

Only assemblages with at least 4 species are retained in the analyses and endemic species are removed

endemic species are removed.									
locality/species									
31	37	32							
-4.680E-05	-7.783e-05	-9.209e-05							
3.453e-01	3.801e-01	5.098e-01							
0.043	0.088	0.166							
<<0.001	<< 0.001	<< 0.001							
0.027	0.002	0.001							
23	25	16							
-3.917E-05	-4.344E-05	-3.871E-05							
0.278	0.330	0.346							
0.131	0.118	0.056							
<<0.001	<< 0.001	0.009							
0.002	0.001	0.038							
54	62	48							
-6.976E-05	-8.872e-05	-1.602e-04							
2.718e-01	3.072e-01	4.555e-01							
0.204	0.241	0.315							
<< 0.001	<< 0.001	<< 0.001							
0.001	0.001	0.001							
IAM	IBEX	DAV							

 Only assemblages with at least 5

 species are retained in the analyses.

 locality/species

 29
 32
 30

 .161e-05
 -8.452e-05
 -8.622e-05

 477e-01
 3.866e-01
 5.084e-01

-5.161e-05	-8.452e-05	-8.622e-05
3.477e-01	3.866e-01	5.084e-01
0.058	0.116	0.146
<< 0.001	<< 0.001	<< 0.001
0.019	0.001	0.002
18	21	13
-3.492e-05	-3.476e-05	-5.200e-05
2.893e-01	3.184e-01	3.947e-01
0.134	0.089	0.121
<< 0.001	<< 0.001	0.002
0.003	0.007	0.016
47	53	42
-7.041e-05	-8.697e-05	-1.562e-04
2.868e-01	3.101e-01	4.706e-01
0.219	0.231	0.323
<< 0.001	<< 0.001	<< 0.001
0.001	0.001	0.001
	0.001	0.001

				Only assemblages with at least 6				Only assemblages with at least 7			Only assemblages with at least 8			
species are retained in the analyses.						_	species are retained in the analyses.				species are retained in the analyses.			
Grain size and phylogenetic level <i>locality/species</i>				ries		locality/species				locality/species				
			N (assemblages)	22	26	24		15	22	22		15	20	17
	rovince	=	Slope	-7.211e-05	-1.072e-04	-7.784e-05	_	-3.597e-05	-1.009e-04	-7.587e-05	-3.5	97e-05	-9.646e-05	-6.068e-05
Æ		sic	Intercept	3.684e-01	4.212e-01	5.290e-01		3.242e-01	4.364e-01	5.371e-01	3.24	2e-01	4.360e-01	5.415e-01
Ξź		las	$r^2$	0.115	0.192	0.126		0.166	0.191	0.138	0.16	6	0.184	0.126
	đ	C Pe	р Р	<< 0.001	<< 0.001	<<0.001		<< 0.001	<< 0.001	<< 0.001	<<0	.001	<<0.001	<< 0.001
		_	Рм	0.015	0.001	0.010	_	0.001	0.001	0.011	0.00	1	0.002	0.006
			N (assemblages)	16	20	10	_	15	19	8		13	17	6
	province	2	Slope	-3.219e-05	-2.933e-05	-8.749e-05		-4.509e-05	-3.356e-05	-6.555e-05	-6.6	49e-05	-3.406e-05	-6.898e-05
B		sic	Intercept	3.010e-01	3.112e-01	4.768e-01		3.813e-01	3.333e-01	4.829e-01	4.19	0e-01	3.642e-01	5.242e-01
E		las res	$r^2$	0.123	0.062	0.355		0.071	0.090	0.246	0.17	7	0.133	0.332
		С bə.	p p	<< 0.001	< 0.001	<<0.001		0.005	<< 0.001	0.007	< 0.0	01	<<0.001	0.025
			Рм	0.005	0.038	0.002	_	0.058	0.014	0.005	0.00	2	0.005	0.022
			N (assemblages)	38	46	33	_	30	41	29		28	37	23
E	S	-	Slope	-6.749e-05	-8.218e-05	-1.793e-04		-6.195e-05	-8.071e-05	-0.0002114	-6.1	39e-05	-7.829e-05	-2.197e-04
er	hy	sic	Intercept	2.886e-01	3.090e-01	5.132e-01		2.983e-01	3.136e-01	0.5501896	3.04	2e-01	3.190e-01	5.681e-01
est	let	las	$r^2$	0.218	0.205	0.352		0.211	0.195	0.348	0.20	8	0.190	0.404
M	-	С bə.	р р	<< 0.001	<< 0.001	<<0.001		<<0.001	<< 0.001	<< 0.001	<<0	.001	<< 0.001	<<0.001
			Рм	0.001	0.001	0.001	_	0.001	0.001	0.001	0.00	1	0.001	0.001
Biochronozone		JAM	IBEX	DAV		JAM	IBEX	DAV		JAM	IBEX	DAV		

Abbreviations:  $r^2$ , coefficient of determination associated to the linear regressions; p, p-value associated to the linear regressions calculated using 10.000 randomizations;  $p_M$ , p-value estimating the linear association between D and ln(S+1) calculated with a Mantel permutation test.

# **ANNEXE 4**

**SUPPORTING INFORMATION for Zacaï et al. (2016)**. Gauging scale effects and biogeographic signals in Similarity Distance Decay analyses: the case study of Early Jurassic ammonites. *Palaeontology* 59 (5), pp. 671-687



**Supplementary Fig.1.** Species-level phylogenetic hypothesis for early Pliensbachian ammonites (after Hardy *et al.*, 2012) and the 29 clades used in this study (red stars).



**Supplementary Fig.2.** Correspondence analyses made at the species/locality (A-C) and clade/cluster (D-E) levels for the western Tethys for each chronozone of the early Pliensbachian, in order to determine if the biogeographical partitioning detected at the species level still exists at the clade level. The polygons represent the 95% convex hull of the MED assemblages (in orange) and NWE assemblages (in blue). Eigenvalues are indicated for each axes. Only localities with at least 4 species and clusters with at least 3 clades are considered in these analyses.


**Supplementary Fig. 3.** Similarity distance decay calculated at the locality/species level for the NWE province (A-F) and the MED province (G-L) for each chronozone of the early Pliensbachian, after grouping the species according to the volume of their shell ( $V = \ln(volume)$  in mm3), in order to determine if there is a relationship between shell size and long-distance dispersal. For each province, the lower graphs represent the small species and the upper graphs the large ones. The black lines are the Ordinary Least-Square linear regressions and the SDD rates are the values of their slopes.



**Supplementary Fig. 4.** Similarity distance decay calculated at the cluster/species level for the NWE province (A-F) and the MED province (G-L) for each chronozone of the early Pliensbachian, after grouping the species according to the volume of their shell ( $V = \ln(volume)$  in mm3), in order to determine if there is a relationship between shell size and long-distance dispersal. For each province, the lower graphs represent the small species and the upper graphs the large ones. Only clusters with at least 3 species are considered in these analyses. The black lines are the Ordinary Least-Square linear regressions and the SDD rates are the values of their slopes.



**Supplementary Fig. 5.** Similarity distance decay calculated at the locality/species level for the NWE province (A-F) and the MED province (G-L) for each chronozone of the early Pliensbachian, after grouping the species according to the relative whorl height of their shell (H / D, H = last-whorl height, D = shell diameter), in order to determine whether a relationship between shell shape and long-distance dispersal exists. For each province, the lower graphs represent the most evolute species and the upper graphs the most involute ones. The black lines are the Ordinary Least-Square linear regressions and the SDD rates are the values of their slopes.



**Supplementary Fig. 6.** Similarity distance decay calculated at the cluster/species level for the NWE province (A-F) and the MED province (G-L) for each chronozone of the early Pliensbachian, after grouping the species according to the relative whorl height of their shell (H / D, H = last-whorl height, D = shell diameter), in order to determine whether a relationship between shell shape and long-distance dispersal exists. For each province, the lower graphs represent the most evolute species and the upper graphs the most involute ones. Only clusters with at least 3 species are considered in these analyses. The black lines are the Ordinary Least-Square linear regressions and the SDD rates are the values of their slopes.



**Supplementary Fig. 7.** Morphospaces of early Pliensbachian ammonite species. They correspond to principal component analyses based on the variance-covariance matrices of classical shell parameters (relative height (H / D), relative width (W / D), and relative umbilical diameter (U / D); see Brosse et al., 2012). The convex hulls delimitate species characterizing the NWE province (blue) and the MED province (orange). The MANOVA performed on the PCA scores for each morphospace indicates that there is no significant difference in the shell shape between NWE and MED species.

**Supplementary Table 1.** Palaeocoordinates of the 100 studied fossil localities, together with the palaeogeographic distances separating them and the clusters of fossil localities. Four localities were removed compared to the initial dataset of Dommergues et al. (2009), due to their poorly constrained palaeolocations: Ag-CHEL, Bu-KOTE, GI-JAME and It-TAOR.

Locality code	Locality name	Country	Province	Cluster name	Palaeolongitude	Palaeolatitude
Ab-LEFT	Lefterochori	ALBANIA	MED	It.South	-3.14	26.02
Al-AMBE	Amberg (Bavaria)	GERMANY	NWE	Germ.South	11.87	49.45
Al-BAVA	Bavarian Alps	GERMANY	MED	Austro.Alp	12.25	46.48
Al-DONA	Donaueschingen	GERMANY	NWE	Germ.South	8.6	48.00
Al-GOTT	Göttingen (N Kassel)	GERMANY	NWE	Germ.North	10.07	51.78
Al-OSNA	Osnabrück	GERMANY	NWE	Germ.North	8.05	52.27
Al-OSTR	Östringen	GERMANY	NWE	Germ.South	8.71	49.22
Al-PLIE	Pliensbach	GERMANY	NWE	Germ.South	9.35	48.63
Al-SGIT	Salzgitter	GERMANY	NWE	Germ.North	10.53	52.27
Al-WUTA	Wutachgebiet, Klettgau	GERMANY	NWE	Germ.South	8.48	47.83
Au-ENZE	Enzesfeld	AUSTRIA	MED	Austro.Alp	14.75	41.92
Au-LIEN	Lienz	AUSTRIA	MED	Austro.Alp	12.35	42.26
Au-SALZ	Salzburg	AUSTRIA	MED	Austro.Alp	11.48	43.16
Au-VORA	Vorarlberg	AUSTRIA	MED	Austro.Alp	9.73	42.37
Bu-BALK	Occidental Balkans	BULGARIA	NWE	Rom.Bul	18.05	47.57
CH-BIVI	Bivio	SWITZERLAND	MED	Austro.Alp	12.56	44.76
CH-HELV	Helvetic (Valais, Glaris)	SWITZERLAND	NWE	Switzerland	10.23	44.9
CH-KLSC	Klippes central Switzerland	SWITZERLAND	NWE	Switzerland	9.81	44.61
CH-PRSU	Swiss Prealps	SWITZERLAND	NWE	Switzerland	8.99	44.56
CH-TESS	Tessin, Brianza, Varèse, Como	SWITZERLAND	MED	It.North	-1.75	38.85
Da-BORN	Bornholm	DENMARK	NWE	Germ.North	14.7	55.1
Es-ASTU	Asturies	SPAIN	NWE	Sp.NWE	-9.99	49.49
Es-BEAR	Betic Archidona	SPAIN	MED	Sp.MED	-11.18	42.85
Es-BEJA	Betic Jaen	SPAIN	MED	Sp.MED	-10.4	43.18
Es-BENE	Betic NE (Almeria)	SPAIN	MED	Sp.MED	-9.52	43.51
Es-BIDA	Bidassoa	SPAIN	NWE	Sp.NWE	-8.22	47.43
Es-IBNE	Iberic NE (Zaragoza)	SPAIN	NWE	Sp.NWE	-8.25	44.56
Es-IBNW	Iberic NW (Logrono)	SPAIN	NWE	Sp.NWE	-8.59	46.19
Es-SIMA	Sierras marginales	SPAIN	NWE	Sp.NWE	-5.51	44.63
Fr-ALNO	Alsace Nord	FRANCE	NWE	Germ.South	7.67	48.9
Fr-ALSU	Alsace Sud, Belfort	FRANCE	NWE	Germ.South	7.33	47.75
Fr-ARIE	Ariège	FRANCE	NWE	Fr.South	1.6	42.97
Fr-AUXO	Auxois	FRANCE	NWE	Fr.Centre	4.43	47.53
Fr-BASQ	Pays Basque	FRANCE	NWE	Sp.NWE	-7.69	47.2
Fr-BAZO	Bazois	FRANCE	NWE	Fr.Centre	3.67	47.25

Fr-BUGE	Bugey	FRANCE	NWE	Fr.Centre	5.43	45.95
Fr-CAUE	Causses Est	FRANCE	NWE	Fr.South	3.62	44.38
Fr-CAUS	Causses Sud	FRANCE	NWE	Fr.South	2.97	43.97
Fr-CAUW	Causses Ouest	FRANCE	NWE	Fr.South	3.13	44.18
Fr-CHAR	Charollais	FRANCE	NWE	Fr.Centre	4.23	46.58
Fr-CHER	Cher, Indre, SW Nièvre	FRANCE	NWE	Fr.Centre	2.52	46.72
Fr-CORB	Corbières	FRANCE	NWE	Fr.South	2.9	43.22
Fr-DAUP	Bassin dauphinois	FRANCE	NWE	Switzerland	7.38	44.33
Fr-DIBA	Côtes Dijonnaise Beaunoise	FRANCE	NWE	Fr.Centre	4.73	47.05
Fr-ENCO	Massif des Encombres	FRANCE	NWE	Switzerland	8.42	44.26
Fr-GARD	Gard, Ardèche	FRANCE	NWE	Fr.South	4.08	44.08
Fr-JURA	Jura	FRANCE	NWE	Fr.Centre	5.88	46.95
Fr-LORR	Lorraine	FRANCE	NWE	Germ.South	6.2	48.68
Fr-LYON	Lyonnais	FRANCE	NWE	Fr.Centre	4.73	45.8
Fr-MACH	Côtes Maconnaise Chalonnaise	FRANCE	NWE	Fr.Centre	4.68	46.75
Fr-NORM	Normandie	FRANCE	NWE	Uk.South	-0.35	49.18
Fr-OISA	Oisans Nord	FRANCE	NWE	Switzerland	7.62	43.98
Fr-PRFR	French Prealps & klippes	FRANCE	NWE	Switzerland	6.9	45.73
Fr-QUER	Quercy	FRANCE	NWE	Fr.South	1.8	44.07
Fr-RODE	Détroit de Rodez	FRANCE	NWE	Fr.South	2.57	44.33
Gr-EPIR	Epire	GREECE	MED	It.South	-0.8	25.2
Ho-BAKO	Bakony	HUNGARY	MED	Austro.Alp	10.09	40.59
Ho-VILL	Villany	HUNGARY	MED	Austro.Alp	14.44	44.51
It-CAGL	Cagli	ITALY	MED	It.Centre	-4.86	33.49
It-CAMA	Campiglia Marittima	ITALY	MED	It.Centre	-5.44	34.48
It-CETO	Monte di Cetona	ITALY	MED	It.Centre	-5.12	34.02
It-CORF	Corfino (Toscane)	ITALY	MED	It.Centre	-5.63	35.14
It-FAIT	Monte Faito	ITALY	MED	It.Centre	-5.5	33.66
It-FILE	Filettino	ITALY	MED	It.Centre	-4.8	32.45
It-LOMB	Lombardie (Brescia)	ITALY	MED	It.North	0,00	37.97
It-MACE	Macerata	ITALY	MED	It.Centre	-4.65	33.08
Lu-LUXE	Luxembourg	LUXEMBOURG	NWE	Germ.South	6.13	49.61
Ma-BSOR	Oriental Beni Snassen	MOROCCO	MED	Morocco	-22.66	41.44
Ma-HABM	High Atlas, Beni- Mellal	MOROCCO	MED	Morocco	-23.95	39.94
Ma-HABR	High Atlas (Jb Bou- Rharraf)	MOROCCO	MED	Morocco	-21.01	38.78
Ma-HAMI	High Atlas, Midelt	MOROCCO	MED	Morocco	-22.56	39.06
Ma-MASE	Moyen Atlas septentrional	MOROCCO	MED	Morocco	-23.58	40.83
Ma-SRIF	Rides Sud-rifaines	MOROCCO	MED	Morocco	-27.86	42.1
Pl-SWIN	Swinoujscie	POLAND	NWE	Germ.North	14.25	53.92

Po-ALGA	Algarve	PORTUGAL	MED	Sp.MED	-18.92	44.73
Po-BEIR	Beira Maritima	PORTUGAL	NWE	Portugal	-16.24	47.12
Po-COIM	Coimbra	PORTUGAL	NWE	Portugal	-15.66	47.42
Ro-BANA	Banat	ROMANIA	NWE	Rom.Bul	20.86	46.72
Ro-BIHO	Bihor (SE Apuseni Mts)	ROMANIA	NWE	Rom.Bul	20.73	48.83
Ro-DOBR	Dobrogea Nord	ROMANIA	NWE	Rom.Bul	25.27	47.24
Ro-PADU	Padurea (NE Apuseni Mts)	ROMANIA	NWE	Rom.Bul	20.24	49.45
<b>Ro-PERS</b>	Persani Mts (Carpates)	ROMANIA	NWE	Rom.Bul	22.32	46.99
SI-FATR	Fatra	SLOVAKIA	MED	Austro.Alp	11.46	41.5
SI-KSLO	Karst slovaque	SLOVAKIA	MED	Austro.Alp	13.42	41.09
Su-SKAN	Skanie	SWEDEN	NWE	Germ.North	12.98	55.57
Ts-ZAGH	Zaghouan	TUNISIA	MED	It.Centre	-13.09	36.6
Tu-LYCI	Nappes lyciennes	TURKEY	MED	It.South	4.67	25.29
Tu-POAK	Pontides Ak Dagh (Amasia)	TURKEY	MED	Pontic	36.31	41.47
Tu-POAN	Pontides Ankara	TURKEY	MED	Pontic	34.13	41.75
Tu-PONE	Pontides NE (Kirikli)	TURKEY	MED	Pontic	40.59	40.82
Tu-PONW	Pontides W (Bilecik)	TURKEY	MED	Pontic	31.62	41.95
UK-DORS	Dorset coast	UK	NWE	Uk.South	-2.9	50.74
UK-GLOU	Gloucestershire, Oxford	UK	NWE	Uk.South	-2.08	51.9
UK-LEIC	Leicestershire	UK	NWE	Uk.South	-1.14	52.64
UK-LINC	Lincolnshire	UK	NWE	Uk.Centre	-0.54	53.23
UK-MIDL	Midlands, Northamp, Warick.	UK	NWE	Uk.South	-1.17	52.34
UK-MULL	Mull	UK	NWE	Uk.North	-5.71	56.47
UK-RAAS	Raasay	UK	NWE	Uk.North	-6.19	57.41
UK-SOME	Somerset, Avon	UK	NWE	Uk.South	-2.64	51.4
UK-YORK	Yorkshire coast	UK	NWE	Uk.Centre	-0.53	54.44

## Inter-locality palaeogeographic distances (km)

	Ab-LEFT	Al-AMBE	Al-BAVA	Al-DONA	Al-GOTT	Al-OSNA	Al-OSTR	Al-PLIE
Ab-LEFT	0	2912	2653	2653	3077	3069	2778	2741
Al-AMBE	0	0	332	289	289	413	230	205
Al-BAVA	0	0	0	324	612	713	404	324
Al-DONA	0	0	0	0	434	477	136	90
Al-GOTT	0	0	0	0	0	148	301	354
Al-OSNA	0	0	0	0	0	0	342	415
Al-OSTR	0	0	0	0	0	0	0	80
Al-PLIE	0	0	0	0	0	0	0	0
Al-SGIT	0	0	0	0	0	0	0	0
Al-WUTA	0	0	0	0	0	0	0	0
Au-ENZE	0	0	0	0	0	0	0	0
Au-LIEN	0	0	0	0	0	0	0	0
Au-SALZ	0	0	0	0	0	0	0	0
Au-VORA	0	0	0	0	0	0	0	0
Bu-BALK	0	0	0	0	0	0	0	0
CH-BIVI	0	0	0	0	0	0	0	0
CH-HELV	0	0	0	0	0	0	0	0
CH-KLSC	0	0	0	0	0	0	0	0
CH-PRSU	0	0	0	0	0	0	0	0
CH-TESS	0	0	0	0	0	0	0	0
Da-BORN	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-ASTU	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-BEAR	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-BEJA	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-BENE	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-BIDA	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-IBNE	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-IBNW	0	0	0	0	0	0	0	0
ES-SINA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ALNU	0	0	0	0	0	0	0	0
FT-ALSU	0	0	0	0	0	0	0	0
FI-AKIL Fr-AUXO		0	0	0	0	0	0	0
FI-AUAO Fr-BASO		0	0	0	0	0	0	0
Fr-BAZO	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-BUGE	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CAUE	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CAUS	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CAUW	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CHAR	0	0	0	0	0	0	ů 0	0
Fr-CHER	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CORB	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-DAUP	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-DIBA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ENCO	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-GARD	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-JURA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-LORR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-LYON	0	0	0	0	0	0	0	0

Al-	SGIT	Al-WUTA	Au-ENZE	Au-LIEN	Au-SALZ	Au-VORA	<b>Bu-BALK</b>	CH-BIVI	<b>CH-HELV</b>
	3139	2633	2411	2296	2324	2166	3033	2516	2419
	327	307	868	802	701	805	502	525	522
	657	323	545	470	374	499	457	193	236
	495	21	832	704	583	633	708	472	367
	63	454	1154	1074	966	1048	741	803	766
	169	495	1258	1160	1045	1109	886	899	836
	363	155	938	825	707	767	714	576	494
	413	110	858	747	631	698	657	496	421
	0	515	1195	1123	1016	1104	750	849	821
	0	0	823	691	570	616	717	464	353
	0	0	0	202	302	417	681	362	494
	0	0	0	0	123	216	742	279	340
	0	0	0	0	0	168	710	198	218
	0	0	0	0	0	0	874	351	284
	0	0	0	0	0	0	0	526	672
	0	0	0	0	0	0	0	0	185
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	ů 0	0	ů 0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ő	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	CH-KLSC	CH-PRSU	CH-TESS	Da-BORN	Es-ASTU	Es-BEAR	Es-BEJA	<b>Es-BENE</b>
Ab-LEFT	2374	2334	1434	3548	2679	2012	2021	2030
Al-AMBE	560	586	1600	658	1576	1913	1840	1760
Al-BAVA	281	331	1423	975	1684	1891	1819	1739
Al-DONA	388	384	1316	895	1371	1642	1569	1489
Al-GOTT	798	808	1706	480	1434	1876	1804	1726
Al-OSNA	862	860	1674	540	1301	1775	1704	1627
Al-OSTR	520	519	1423	771	1353	1686	1613	1533
Al-PLIE	449	454	1405	808	1410	1713	1640	1560
Al-SGIT	854	865	1769	418	1469	1927	1855	1777
Al-WUTA	373	366	1296	916	1367	1629	1557	1477
Au-ENZE	500	552	1438	1467	2088	2126	2059	1986
Au-LIEN	333	374	1250	1440	1900	1924	1858	1784
Au-SALZ	210	253	1209	1349	1787	1839	1771	1696
Au-VORA	250	251	1045	1463	1713	1709	1643	1570
Bu-BALK	716	775	1869	870	2066	2337	2264	2184
CH-BIVI	218	283	1355	1161	1780	1912	1842	1764
CH-HELV	45	104	1197	1179	1607	1727	1657	1579
CH-KLSC	0	65	1153	1218	1592	1695	1625	1548
CH-PRSU	0	0	1095	1241	1536	1630	1560	1483
CH-TESS	0	0	0	2187	1353	910	872	832
Da-BORN	0	0	0	0	1782	2309	2238	2162
Es-ASTU	0	0	0	0	0	744	703	667
Es-BEAR	0	0	0	0	0	0	73	153
Es-BEJA	0	0	0	0	0	0	0	80
Es-BENE	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-BIDA	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-IBNE	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-IBNW	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-SIMA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ALNO	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ALSU	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ARIE	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-AUXO	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-BASQ	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-BAZO	0	0	0	0	0	0	0	0
FF-DUGE	0	0	0	0	0	0	0	0
FI-CAUE	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CAUW	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr CHAD	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-CHFR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-COPR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-DAUP	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-DIRA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ENCO	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-GARD	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-IURA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-LORR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-LYON	0	0	0	0	0	0	0	0
,		0	0	5	5	0	0	0

Es-BIDA	Es-IBNE	Es-IBNW	Es-SIMA	Fr-ALNO	Fr-ALSU	Fr-ARIE	Fr-AUXO	Fr-BASQ
2425	2115	2297	2083	2714	2587	1935	2485	2392
1496	1615	1566	1419	312	384	1069	588	1465
1554	1609	1597	1396	437	398	927	605	1517
1259	1349	1315	1145	122	99	782	316	1224
1401	1573	1493	1398	363	490	1169	623	1377
1282	1473	1381	1309	376	505	1142	587	1262
1266	1387	1336	1193	84	193	886	368	1235
1312	1417	1375	1217	127	179	871	386	1279
1444	1624	1540	1452	426	552	1231	684	1423
1251	1337	1306	1133	133	87	763	305	1216
1911	1882	1919	1665	953	873	1085	1026	1867
1717	1681	1721	1464	824	728	884	856	1672
1609	1588	1620	1370	703	605	804	735	1566
1519	1470	1517	1254	744	628	668	710	1474
1966	2049	2023	1840	783	803	1384	1022	1932
1626	1644	1654	1427	592	522	901	698	1585
1446	1459	1470	1242	486	387	724	534	1405
1425	1429	1446	1212	504	398	685	527	1383
1366	1365	1384	1148	493	377	620	483	1323
1090	834	991	715	1348	1232	538	1088	1047
1799	2008	1906	1848	841	964	1649	1102	1783
264	564	382	639	1283	1287	1149	1084	307
560	302	424	497	1602	1544	1041	1328	556
503	231	364	424	1529	1471	975	1255	495
449	155	308	344	1450	1391	903	1175	435
0	320	141	375	1188	1166	916	951	47
0	0	183	218	1304	1251	811	1033	297
0	0	0	297	1256	1220	883	1001	132
0	0	0	0	1109	1047	600	832	332
0	0	0	0	0	130	810	284	1157
0	0	0	0	0	0	696	219	1130
0	0	0	0	0	0	0	222	868
0	0	0	0	0	0	0	0	914
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Fr-BAZO	Fr-BUGE	Fr-CAUE	Fr-CAUS	Fr-CAUW	Fr-CHAR	<b>Fr-CHER</b>	Fr-CORB
Ab-LEFT	2438	2346	2133	2073	2100	2380	2358	1991
Al-AMBE	654	619	843	912	886	651	758	977
Al-BAVA	659	528	713	779	757	614	744	822
Al-DONA	379	332	556	625	599	365	480	693
Al-GOTT	684	732	952	1018	990	717	786	1094
Al-OSNA	641	728	937	998	970	690	736	1078
Al-OSTR	433	439	663	731	704	445	539	804
Al-PLIE	451	420	645	714	687	447	555	782
Al-SGIT	745	795	1015	1080	1053	779	846	1157
Al-WUTA	368	313	537	606	580	350	467	673
Au-ENZE	1059	871	944	986	977	985	1109	981
Au-LIEN	882	689	746	786	778	805	924	780
Au-SALZ	763	571	646	692	681	687	809	696
Au-VORA	724	526	543	577	571	640	749	566
Bu-BALK	1083	978	1170	1236	1214	1052	1178	1277
CH-BIVI	741	573	710	768	751	678	809	792
CH-HELV	570	392	526	586	568	502	631	615
CH-KLSC	559	374	493	550	533	487	614	576
CH-PRSU	509	319	427	485	468	434	558	511
CH-TESS	1033	986	760	692	719	990	942	623
Da-BORN	1162	1209	1431	1497	1470	1197	1262	1573
Es-ASTU	1039	1218	11/8	1162	1159	1105	978	1209
Es-BEAR	1263	1362	1203	1149	1163	1285	1162	1145
ES-BEJA	1190	1290	1133	1080	1094	1212	1089	10/8
ES-BENE	1110	1211	1056	1004	101/	040	1009	1005
ES-BIDA	890	1054	9/6	950	951	949	81/	98/
ES-IBNE	909	1082	942	890 041	900	997	8/1	900
	942	1082	970	941 670	940	985 700	033	900
Es-SIMA	350	360	500	657	620	700 364	455	732
Fr-ALSU	281	247	170 172	540	513	268	455	612
Fr-ARIE	504	247 450	226	157	183	208 453	124	109
Fr-AUXO	66	192	356	413	386	107	171	495
Fr-BASO	858	1013	931	904	905	909	777	941
Fr-BAZO	0.00	198	319	370	344	86	106	453
Fr-BUGE	0	0	225	294	267	116	240	364
Fr-CAUE	0	0	0	70	45	250	274	142
Fr-CAUS	0	0	0	0	27	308	308	84
Fr-CAUW	0	0	0	0	0	281	286	109
Fr-CHAR	0	0	0	0	0	0	132	389
<b>Fr-CHER</b>	0	0	0	0	0	0	0	391
Fr-CORB	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-DAUP	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-DIBA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-ENCO	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-GARD	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-JURA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-LORR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-LYON	0	0	0	0	0	0	0	0

Fr-DAUP	Fr-DIBA	Fr-ENCO	Fr-GARD	Fr-JURA	Fr-LORR	<b>Fr-LYON</b>	Fr-MACH	Fr-NORM
2247	2442	2282	2114	2462	2650	2311	2409	2590
665	592	635	841	524	422	672	612	886
450	577	388	692	489	516	584	579	987
420	309	417	558	235	193	383	326	672
854	653	847	966	617	441	772	683	792
885	628	892	957	612	420	759	660	684
554	382	553	672	329	193	484	407	659
503	387	492	648	320	232	470	408	712
914	715	905	1028	680	503	835	745	839
400	295	398	539	219	194	364	311	668
656	978	576	901	899	1006	912	964	1424
464	805	389	701	732	861	726	787	1250
354	684	275	605	609	738	611	668	1130
289	654	235	496	594	755	552	631	1088
901	1006	831	1149	921	888	1035	1015	1369
414	657	333	678	572	653	624	650	1095
234	488	160	496	406	521	441	477	932
196	478	118	460	401	530	420	464	924
131	431	57	395	359	506	361	414	877
973	1054	1038	759	1094	1266	939	1024	1156
1308	1133	1288	1442	1096	921	1251	1163	1217
1436	1122	1513	1227	1208	1182	1176	1130	700
1502	1335	1585	1239	1417	1493	1306	1323	1092
1432	1262	1516	1170	1344	1420	1234	1250	1021
1356	1182	1439	1093	1264	1340	1155	1170	945
1255	979	1335	1024	1067	1080	1006	980	614
1241	1044	1324	983	1128	1194	1027	1034	791
1266	1022	1348	1021	1109	1146	1030	1018	701
1023	838	1106	765	920	1000	813	826	640
510	300	520	602	255	110	410	327	586
381	211	398	479	141	134	294	229	589
489	517	568	236	557	729	402	486	708
424	58	478	385	127	183	194	89	399
1211	940	1292	979	1028	1048	964	940	588
435	84	497	354	171	247	181	95	367
237	134	301	233	117	310	57	106	564
299	309	383	50	336	518	180	276	614
355	370	437	90	403	581	247	338	634
339	343	422	77	375	553	220	310	617
351	64	417	279	132	276	95	39	448
463	173	536	318	258	352	199	165	348
380	450	459	136	477	660	322	418	710
0	366	83	264	314	493	265	342	799
0	0	423	334	88	212	139	34	446
0	0	0	347	359	521	337	402	864
0	0	0	0	349	537	198	301	661
0	0	0	0	0	194	156	94	526
0	0	0	0	0	0	340	243	482
0	0	0	0	0	0	0	106	536

	Fr-OISA	<b>Fr-PRFR</b>	<b>Fr-QUER</b>	Fr-RODE	Gr-EPIR	Ho-BAKO	Ho-VILL	It-CAGL
Ab-LEFT	2223	2370	2058	2103	252	2031	2594	849
Al-AMBE	689	557	973	907	2914	996	583	2248
Al-BAVA	457	421	861	793	2637	678	277	2045
Al-DONA	454	283	684	619	2669	833	594	1967
Al-GOTT	887	712	1056	998	3099	1246	872	2364
Al-OSNA	923	732	1023	971	3104	1309	983	2332
Al-OSTR	589	411	779	717	2798	966	681	2079
Al-PLIE	535	372	771	706	2755	897	601	2057
Al-SGIT	947	774	1118	1061	3161	1300	910	2426
Al-WUTA	434	263	665	600	2648	816	589	1948
Au-ENZE	624	759	1080	1025	2347	417	290	1958
Au-LIEN	430	583	880	825	2250	265	302	1794
Au-SALZ	325	463	786	728	2291	308	281	1782
Au-VORA	248	437	670	619	2141	200	449	1614
Bu-BALK	902	875	1317	1249	2992	1003	440	2476
CH-BIVI	402	456	858	794	2487	506	151	1951
CH-HELV	231	276	675	610	2407	479	336	1812
CH-KLSC	188	260	641	576	2363	448	367	1767
CH-PRSU	127	209	575	511	2329	451	432	1714
CH-TESS	967	1045	652	708	1522	1031	1483	658
Da-BORN	1338	1179	1536	1478	3562	1650	1179	2844
Es-ASTU	1472	1332	1081	1112	2819	1856	1926	1830
Es-BEAR	1522	1472	1056	1119	2182	1780	2062	1179
Es-BEJA	1453	1401	987	1049	2184	1718	1992	1181
Es-BENE	1377	1322	911	972	2186	1649	1914	1185
Es-BIDA	1287	1170	863	903	2560	1646	1776	1577
Es-IBNE	1265	1195	802	860	2258	1563	1795	1266
Es-IBNW	1295	1198	849	898	2437	1629	1805	1448
Es-SIMA	1047	980	585	642	2204	1352	1578	1241
Fr-ALNO	548	357	701	640	2739	944	711	2004
Fr-ALSU	420	227	593	529	2610	826	656	1887
Fr-ARIE	499	522	124	171	1990	752	1046	1195
Fr-AUXO	466	275	437	384	2528	895	843	1746
Fr-BASQ	1243	1129	816	857	2523	1600	1736	1544
Fr-BAZO	476	300	383	336	2486	902	888	1691
Fr-BUGE	279	11/	354	288	2376	/05	/24	1640
Fr-CAUE	323	299	149	84	21/2	6/8	859	1415
Fr-CAUS	3/3	308	94	52	2117	696	916	1348
Fr-CAUW	359	343	107	48	2143	697	900	15/5
Fr-CHAR	393	227	339	282	2422	816	828	1648
Fr-CHER	502 200	300	120	205	2413	914	959	1598
	390	424	150	12/	2034	003	930 560	12/3
Fr-DAUP	43	101	440	303 246	2234	4/1	302 804	1712
FT-DIDA En ENCO	409	222	405	340	2401	837 420	804 470	1/12
FT-ENCO	11	203	529 102	400	2219	430	419 076	100/
	203	200 157	103	124	2148	028 794	020 710	1409
FT-JUKA	525	13/	432	509	2492	/ 04	/18 707	1/30
Fr-LUKK	333	333	201	338 226	2004	109 704	102 775	1924
FI-LION	505	109	501	230	2340	124	115	1395

Ι	t-CAMA	It-CETO	It-CORF	It-FAIT	It-FILE	It-LOMB	It-MACE	Lu-LUXE	Ma-BSOR
	967	910	1043	881	734	1363	799	2745	2481
	2187	2213	2137	2265	2343	1591	2277	415	2812
	1998	2017	1957	2070	2132	1381	2069	574	2829
	1903	1930	1852	1983	2065	1316	1998	255	2559
	2291	2323	2235	2374	2467	1727	2398	368	2725
	2253	2288	2193	2338	2438	1710	2368	325	2604
	2010	2040	1956	2092	2179	1434	2110	192	2582
	1992	2020	1941	2072	2155	1406	2087	259	2621
	2353	2385	2296	2437	2529	1790	2460	427	2768
	1884	1911	1833	1963	2045	1296	1978	263	2549
	1944	1947	1922	1998	2022	1331	1969	1086	3086
	1773	1779	1747	1831	1864	1153	1808	949	2885
	1752	1762	1721	1815	1858	1129	1799	827	2798
	1584	1594	1554	1646	1690	961	1631	853	2670
	2436	2451	2399	2505	2557	1814	2496	906	3265
	1914	1927	1879	1981	2031	1291	1971	726	2864
	1768	1785	1729	1838	1898	1149	1835	609	2679
	1723	1740	1684	1793	1852	1103	1790	622	2649
	1667	1685	1627	1739	1801	1050	1737	602	2584
	587	617	538	669	764	181	693	1351	1799
	2771	2803	2714	2855	2946	2204	2877	843	3107
	1712	1769	1636	1800	1945	1511	1880	1162	1332
	1057	1116	983	1137	1286	1091	1229	1525	960
	1059	1118	984	1142	1291	1052	1231	1452	1027
	1065	1123	989	1150	1297	1011	1235	1373	1103
	1460	1516	1385	1550	1692	1248	1626	1084	1325
	1148	1204	1072	1236	1381	1007	1315	1224	1222
	1330	1387	1255	1419	1563	1157	1498	1160	1246
	1130	1182	1056	1221	1357	873	1288	1039	1438
	1934	1964	1879	2016	2106	1364	2037	137	2501
	1819	1848	1767	1901	1986	1241	1918	225	2462
	1124	1155	1071	1206	1298	573	1229	817	2001
	1670	1704	1612	1754	1851	1124	1781	263	2243
	1428	1483	1353	1518	1660	1204	1593	1055	1351
	1612	1647	1554	1698	1797	1076	1727	320	2182
	1573	1601	1521	1654	1739	995	1671	411	2304
	1348	1376	1296	1429	1516	775	1447	612	2158
	1279	1309	1227	1361	1449	713	1380	673	2107
	1307	1336	1254	1388	1477	740	1408	646	2120
	1574	1606	1518	1657	1751	1020	1682	365	2216
	1517	1553	1457	1603	1706	995	1635	419	2088
	1210	1238	1160	1290	1375	633	1307	754	2105
	1551	1571	1508	1624	1692	939	1627	596	2458
	1638	1670	1582	1722	1815	1082	1746	303	2259
	1611	1629	1570	1682	1745	993	1681	621	2541
	1346	1372	1296	1425	1508	762	1440	635	2196
	1681	1711	1628	1763	1851	1110	1783	297	2345
	1850	1882	1793	1933	2027	1293	1958	104	2392
	1526	1556	1473	1608	1696	955	1627	437	2249

	Ma-HABM	Ma-HABR	Ma-HAMI	Ma-MASE	Ma-SRIF	Pl-SWIN	Po-ALGA	<b>Po-BEIR</b>
Ab-LEFT	2474	2192	2321	2503	2880	3421	2518	2616
Al-AMBE	2992	2854	2946	2913	3152	524	2374	2085
Al-BAVA	2998	2832	2935	2927	3198	840	2420	2160
Al-DONA	2734	2586	2682	2659	2913	768	2133	1860
Al-GOTT	2912	2801	2882	2828	3037	368	2269	1961
Al-OSNA	2793	2690	2767	2706	2906	453	2143	1830
Al-OSTR	2762	2626	2717	2683	2922	648	2145	1858
Al-PLIE	2798	2655	2749	2721	2968	680	2189	1909
Al-SGIT	2956	2849	2928	2870	3074	309	2309	1998
Al-WUTA	2723	2573	2670	2648	2904	789	2125	1854
Au-ENZE	3235	3032	3150	3178	3487	1336	2725	2509
Au-LIEN	3033	2832	2949	2976	3286	1305	2525	2312
Au-SALZ	2951	2757	2871	2892	3195	1214	2429	2208
Au-VORA	2817	2615	2733	2761	3073	1328	2314	2109
Bu-BALK	3437	3280	3380	3364	3621	755	2842	2565
CH-BIVI	3025	2844	2954	2960	3248	1027	2473	2232
CH-HELV	2840	2661	2770	2775	3063	1045	2289	2051
CH-KLSC	2808	2626	2736	2744	3035	1084	2263	2029
CH-PRSU	2743	2561	2671	2679	2972	1108	2200	1968
CH-TESS	1909	1668	1798	1875	2232	2069	1565	1493
Da-BORN	3300	3212	3283	3210	3384	135	2638	2313
Es-ASTU	1528	1479	1529	1434	1607	1734	858	532
Es-BEAR	1114	944	1045	1053	1370	2228	656	620
Es-BEJA	1183	1017	1117	1121	1433	2157	704	634
Es-BENE	1261	1097	1196	1197	1504	2080	764	662
Es-BIDA	1512	1414	1486	1427	1657	1732	879	606
Es-IBNE	1389	1239	1333	1319	1607	1926	845	681
Es-IBNW	1426	1309	1389	1347	1601	1834	822	593
Es-SIMA	1602	1441	1540	1534	1825	1758	1061	876
Fr-ALNO	2680	2543	2635	2602	2845	721	2067	1784
Fr-ALSU	2637	2487	2584	2562	2819	840	2039	1769
Fr-ARIE	2150	1953	2068	2092	2406	1531	1655	1473
Fr-AUXO	2418	2271	2366	2343	2601	990	1821	1556
Fr-BASQ	1536	1430	1506	1453	1689	1713	910	646
Fr-BAZO	2356	2207	2303	2281	2542	1052	1763	1502
Fr-BUGE	2470	2304	2407	2401	2679	1087	1903	1659
Fr-CAUE	2316	2134	2244	2253	2550	1311	1783	1567
Fr-CAUS	2262	2076	2187	2201	2503	1378	1739	1533
Fr-CAUW	2277	2093	2203	2214	2513	1350	1748	1538
Fr-CHAR	2387	2229	2328	2315	2585	1082	1807	1555
Fr-CHER	2259	2106	2204	2187	2454	1154	1675	1423
Fr-CORB	2255	2061	2175	2197	2507	1451	1751	1559
Fr-DAUP	2615	2431	2541	2552	2848	1178	2079	1854
Fr-DIBA	2432	2278	2376	2358	2623	1017	1844	1585
Fr-ENCO	2699	2513	2624	2636	2931	1155	2162	1935
Fr-GARD	2352	2167	2277	2290	2590	1320	1825	1613
Fr-JUKA	2517	2361	2460	2444	2710	975	1931	1673
Fr-LORR	2570	2433	2524	2492	2737	807	1958	1677
Fr-LYON	2415	2248	2351	2346	2626	1131	1850	1610

Po-COIM	<b>Ro-BANA</b>	Ro-BIHO	<b>Ro-DOBR</b>	Ro-PADU	<b>Ro-PERS</b>	SI-FATR	SI-KSLO	Su-SKAN
2624	3128	3273	3432	3294	3233	2184	2267	3539
2034	734	649	1020	606	821	885	938	685
2112	659	687	994	681	770	557	607	1013
1811	934	900	1251	869	1037	758	858	894
1907	964	825	1207	763	1034	1149	1217	463
1776	1110	973	1355	911	1182	1226	1309	489
1807	946	877	1245	836	1040	885	977	763
1858	887	835	1195	799	985	811	898	811
1944	967	815	1196	750	1031	1200	1263	401
1805	942	912	1261	882	1045	743	846	915
2467	723	899	1022	941	824	277	144	1525
2271	838	979	1160	1007	948	112	157	1482
2166	838	952	1171	970	951	185	281	1385
2069	1006	1116	1339	1131	1119	173	338	1488
2515	232	243	545	264	329	854	810	956
2186	680	769	1020	781	795	373	414	1204
2006	849	910	1189	911	963	391	497	1203
1985	890	954	1230	956	1005	371	490	1240
1925	953	1012	1293	1011	1068	395	529	1257
1475	2035	2107	2373	2104	2149	1160	1316	2159
2259	1027	811	1142	733	1048	1532	1562	121
477	2297	2222	2596	2172	2393	1886	2046	1687
618	2549	2541	2881	2511	2659	1868	2038	2236
626	2477	2468	2809	2438	2587	1803	1973	2166
648	2398	2388	2729	2358	2507	1731	1902	2092
560	2193	2143	2507	2101	2295	1691	1856	1715
655	2265	2248	2594	2216	2374	1635	1805	1937
556	2246	2210	2567	2171	2351	1687	1855	1828
843	2054	2044	2385	2014	2163	1420	1590	1785
1733	1014	955	1320	916	1111	875	979	825
1720	1027	998	1347	968	1131	768	885	953
1438	1572	1613	1912	1601	1686	828	999	1624
1508	1245	1216	1566	1183	1350	872	1012	1071
602	2158	2112	2474	2070	2261	1646	1811	1702
1454	1304	1279	1627	1248	1410	890	1036	1127
1614	1187	1194	1520	1173	1297	693	841	1194
1527	1366	1395	1704	1380	1479	715	881	1411
1495	1430	1462	1768	1449	1543	746	915	1475
1498	1410	1440	1748	1425	1523	742	909	1448
1509	1268	1258	1597	1231	1376	808	957	1170
1377	1397	1379	1723	1349	1504	920	1074	1224
1522	1464	1508	1803	1498	1578	729	899	1553
1812	1083	1135	1423	1131	1197	458	611	1313
1538	1225	1207	1551	1178	1332	817	960	1107
1893	1007	1069	1347	1068	1122	394	540	1300
1573	1341	1378	1680	1366	1455	667	834	1427
1625	1139	1126	1466	1099	1246	752	888	1078
1627	1118	1065	1427	1026	1217	899	1018	895
1565	1243	1250	1577	1230	1354	722	875	1231

	Ts-ZAGH	Tu-LYCI	Tu-POAK	Tu-POAN	<b>Tu-PONE</b>	<b>Tu-PONW</b>	<b>UK-DORS</b>	UK-GLOU
Ab-LEFT	1509	788	3992	3824	4332	3630	2752	2883
Al-AMBE	2466	2761	2093	1925	2433	1741	1062	1019
Al-BAVA	2366	2453	1998	1820	2354	1621	1209	1202
Al-DONA	2179	2552	2294	2119	2645	1925	886	878
Al-GOTT	2485	2985	2293	2133	2619	1961	910	835
Al-OSNA	2405	3017	2441	2282	2767	2109	777	694
Al-OSTR	2252	2687	2309	2138	2653	1950	847	818
Al-PLIE	2261	2631	2251	2078	2598	1887	912	890
Al-SGIT	2541	3044	2282	2125	2604	1956	945	863
Al-WUTA	2162	2532	2300	2125	2652	1930	886	882
Au-ENZE	2460	2070	1788	1604	2154	1395	1668	1688
Au-LIEN	2267	2016	1982	1798	2348	1588	1497	1528
Au-SALZ	2213	2085	2045	1861	2411	1653	1376	1405
Au-VORA	2056	1957	2195	2011	2561	1802	1339	1384
Bu-BALK	2823	2746	1595	1425	1941	1239	1560	1521
CH-BIVI	2336	2281	1957	1775	2320	1570	1331	1340
CH-HELV	2162	2240	2142	1960	2504	1755	1174	1195
CH-KLSC	2122	2201	2174	1992	2537	1786	1169	1195
CH-PRSU	2058	2181	2239	2057	2602	1851	1124	1156
CH-TESS	1029	1626	3225	3041	3591	2831	1326	1453
Da-BORN	2944	3419	2188	2053	2475	1913	1273	1163
Es-ASTU	1457	2978	3661	3488	4007	3296	525	619
Es-BEAR	716	2433	3869	3687	4231	3481	1079	1216
Es-BEJA	768	2419	3799	3617	4161	3411	1015	1153
Es-BENE	827	2403	3721	3539	4083	3334	947	1087
Es-BIDA	1271	2714	3550	3373	3903	3175	534	665
Es-IBNE	976	2442	3598	3417	3959	3213	796	936
Es-IBNW	1132	2609	3595	3416	3951	3215	657	793
Es-SIMA	1099	2341	3382	3201	3743	2997	707	848
Fr-ALNO	2168	2642	2377	2205	2724	2014	785	767
Fr-ALSU	2082	2512	2384	2209	2737	2013	814	818
Fr-ARIE	1440	1988	2846	2663	3211	2455	930	1032
Fr-AUXO	1884	2477	2599	2422	2953	2225	642	675
Fr-BASQ	1261	2673	3513	3336	3867	3137	527	662
Fr-BAZO	1819	2447	2655	2478	3010	2279	617	663
Fr-BUGE	1860	2301	2518	2338	2877	2135	814	860
Fr-CAUE	1654	2128	2667	2484	3030	2278	859	937
Fr-CAUS	158/	2085	2723	2540	3086	2333	8/3	959
Fr-CAUW	1610	2108	2/07	2525	3070	2318	859	942
Fr-CHAR	1814	23/1	2011	2432	2968	2231	699 509	/48
Fr-CHER	1/13	2393	2742	2563	3099	2303	598	1026
Fr-COKB	1548	2005	2738	2554	3102	2347	945 1050	1030
FF-DAUP	1928	2154	2308	2180	2132	19/9	1030	1090
FT-DIDA	18/4	2423	23/4	2390	2930	219/	1114	1152
FT-ENCO	2004	2139	2283	2103	2049	1090	1114	1100
	10/4	2093	2032	2430	2990	2243	908 760	202 707
FT-JUKA	1943	2414	2400	2308	2042	2109	/08	191
Fr-I VON	∠004 1904	2008 2008	240U 2572	2307	2029	2114	700	009 010
TI-LION	1004	2204	2312	2372	2732	2109	/00	042

UK-LEIC	UK-LINC	UK-MIDL	UK-MULL	UK-RAAS
2968	3037	2935	3396	3503
975	958	969	1408	1482
1182	1184	1168	1660	1745
862	868	847	1351	1441
769	736	771	1150	1217
624	588	627	1005	1074
788	783	777	1257	1341
863	861	851	1336	1421
792	753	796	1149	1211
868	875	851	1360	1450
1685	1697	1666	2183	2272
1533	1552	1512	2040	2134
1410	1428	1389	1917	2011
1402	1429	1378	1917	2016
1476	1456	1470	1891	1958
1331	1339	1314	1823	1912
1196	1213	1176	1701	1794
1200	1220	1179	1708	1803
1165	1188	1143	1678	1774
1535	1604	1502	1983	2092
1072	1013	1087	1282	1311
711	777	695	827	917
1320	1397	1293	1564	1658
1257	1334	1229	1516	1611
1191	1268	1162	1468	1565
769	844	743	1020	1119
1039	1117	1010	1337	1438
897	973	870	1161	1260
947	1023	915	1317	1423
745	749	731	1231	1319
811	826	793	1313	1407
1095	1153	1063	1590	1698
693	725	668	1211	1311
766	842	739	1040	1141
691	730	664	1209	1312
883	917	858	1401	1503
983	1031	953	1496	1602
1011	1063	981	1520	1627
992	1042	962	1502	1609
777	815	750	1295	1398
709	757	680	1223	1329
1090	1143	1060	1596	1704
1116	1147	1092	1634	1734
750	784	726	1268	1369
1167	1194	1144	1682	1781
1027	1073	998	1541	1647
808	835	786	1323	1422
679	692	661	1180	1273
872	910	845	1390	1493

	Ab-LEFT	Al-AMBE	Al-BAVA	Al-DONA	Al-GOTT	Al-OSNA	Al-OSTR	Al-PLIE
Fr-MACH	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-NORM	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-OISA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-PRFR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-QUER	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-RODE	0	0	0	0	0	0	0	0
Gr-EPIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-BAKO	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-VILL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAGL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAMA	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CETO	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CORF	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FAIT	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FILE	0	0	0	0	0	0	0	0
It-LOMB	0	0	0	0	0	0	0	0
It-MACE	0	0	0	0	0	0	0	0
Lu-LUXE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-BSOR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABM	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HAMI	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-MASE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-SRIF	0	0	0	0	0	0	0	0
PI-SWIN	0	0	0	0	0	0	0	0
PO-ALGA	0	0	0	0	0	0	0	0
PO-BEIR	0	0	0	0	0	0	0	0
PO-COIM Do DANA	0	0	0	0	0	0	0	0
RO-DANA Po RIHO	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-DOBR	0	0	0	0	0	0	0	0
RO-DOBR	0	0	0	0	0	0	0	0
RO-PERS	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-FATR	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-KSLO	0	0	0	0	0	0	0	0
Su-SKAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Ts-ZAGH	0	0	ů 0	0	0	0	0	0
Tu-LYCI	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAK	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-PONE	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-PONW	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-DORS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-GLOU	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LEIC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LINC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MIDL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MULL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-RAAS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-SOME	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-YORK	0	0	0	0	0	0	0	0

Al-SGIT	Al-WUTA	Au-ENZE	Au-LIEN	Au-SALZ	Au-VORA	<b>Bu-BALK</b>	<b>CH-BIVI</b>	<b>CH-HELV</b>
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	CH-KLSC	CH-PRSU	CH-TESS	Da-BORN	Es-ASTU	Es-BEAR	Es-BEJA	<b>Es-BENE</b>
Fr-MACH	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-NORM	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-OISA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-PRFR	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Fr-QUER</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-RODE	0	0	0	0	0	0	0	0
Gr-EPIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-BAKO	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-VILL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAGL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAMA	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CETO	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CORF	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FAIT	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FILE	0	0	0	0	0	0	0	0
It-LOMB	0	0	0	0	0	0	0	0
It-MACE	0	0	0	0	0	0	0	0
Lu-LUXE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-BSOR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABM	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HAMI	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-MASE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-SKIF		0	0	0	0	0	0	0
PI-SWIN		0	0	0	0	0	0	0
Po-ALGA		0	0	0	0	0	0	0
PO-BEIR		0	0	0	0	0	0	0
PO-COIM Do DANA		0	0	0	0	0	0	0
RO-BANA Ro-BIHO		0	0	0	0	0	0	0
Ro-DOBR		0	0	0	0	0	0	0
Ro-PADI		0	0	0	0	0	0	0
Ro-PERS	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-FATR		0	0	0	0	ů 0	0	0
SI-KSLO	0	0	0	0	0	0	0	0
Su-SKAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Ts-ZAGH	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-LYCI	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAK	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAN	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Tu-PONE</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Tu-PONW</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-DORS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-GLOU	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LEIC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LINC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MIDL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MULL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-RAAS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-SOME	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-YORK	0	0	0	0	0	0	0	0

Es-BIDA	Es-IBNE	Es-IBNW	Es-SIMA	Fr-ALNO	Fr-ALSU	Fr-ARIE	Fr-AUXO	Fr-BASQ
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	ů 0	0	0	ů 0	0	0	0	ů 0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Fr-BAZO	Fr-BUGE	Fr-CAUE	Fr-CAUS	Fr-CAUW	Fr-CHAR	<b>Fr-CHER</b>	Fr-CORB
Fr-MACH	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-NORM	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-OISA	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-PRFR	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-QUER	0	0	0	0	0	0	0	0
Fr-RODE	0	0	0	0	0	0	0	0
Gr-EPIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-BAKO	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho-VILL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAGL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAMA	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CETO	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CORF	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FAIT	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FILE	0	0	0	0	0	0	0	0
It-LOMB	0	0	0	0	0	0	0	0
It-MACE	0	0	0	0	0	0	0	0
Lu-LUXE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-BSOR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABM	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HAMI	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-MASE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-SKIF		0	0	0	0	0	0	0
PI-SWIN		0	0	0	0	0	0	0
Po-ALGA		0	0	0	0	0	0	0
PO-DEIK Po COM		0	0	0	0	0	0	0
PO-COIVI Do DANA		0	0	0	0	0	0	0
RO-BIHO		0	0	0	0	0	0	0
Ro-DOBR		0	0	0	0	0	0	0
Ro-PADI	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-PERS	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-FATR	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-KSLO	0	0	0	0	0	0	0	0
Su-SKAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Ts-ZAGH	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-LYCI	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAK	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAN	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Tu-PONE</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Tu-PONW</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-DORS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-GLOU	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LEIC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LINC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MIDL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MULL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-RAAS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-SOME	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-YORK	0	0	0	0	0	0	0	0

Fr-DAUP	Fr-DIBA	Fr-ENCO	Fr-GARD	Fr-JURA	Fr-LORR	<b>Fr-LYON</b>	Fr-MACH	Fr-NORM
0	0	0	0	0	0	0	0	463
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Fr-OISA	Fr-PRFR	Fr-QUER	Fr-RODE	<b>Gr-EPIR</b>	Ho-BAKO	Ho-VILL	It-CAGL
Fr-MACH	384	205	374	316	2448	811	799	1681
Fr-NORM	840	667	593	584	2670	1259	1237	1786
Fr-OISA	0	203	466	405	2225	428	547	1589
Fr-PRFR	0	0	443	375	2387	628	607	1691
Fr-QUER	0	0	0	68	2113	784	1007	1310
Fr-RODE	0	0	0	0	2151	744	943	1366
Gr-EPIR	0	0	0	0	0	1989	2551	1003
Ho-BAKO	0	0	0	0	0	0	563	1542
Ho-VILL	0	0	0	0	0	0	0	2063
It-CAGL	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CAMA	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CETO	0	0	0	0	0	0	0	0
It-CORF	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FAIT	0	0	0	0	0	0	0	0
It-FILE	0	0	0	0	0	0	0	0
It-LOMB	0	0	0	0	0	0	0	0
It-MACE	0	0	0	0	0	0	0	0
Lu-LUXE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-BSOR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABM	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HABR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-HAMI	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-MASE	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma-SRIF	0	0	0	0	0	0	0	0
PI-SWIN	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-ALGA	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-BEIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-COIM	0	0	0	0	0	0	0	0
RO-BANA	0	0	0	0	0	0	0	0
R0-BIHU	0	0	0	0	0	0	0	0
RO-DOBR	0	0	0	0	0	0	0	0
RO-FADU Do DEDS	0	0	0	0	0	0	0	0
SI FATD	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-FAIR	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-KSLO SI-SKAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Ts-ZAGH	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-LYCI	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAK	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-PONE	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-PONW	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-DORS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-GLOU	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LEIC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LINC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MIDL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MULL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-RAAS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-SOME	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-YORK	0	0	0	0	0	0	0	0

It-CAMA	It-CETO	It-CORF	It-FAIT	It-FILE	It-LOMB	It-MACE	Lu-LUXE	Ma-BSOR
1609	1640	1553	1692	1784	1050	1715	336	2252
1689	1733	1621	1780	1899	1249	1828	472	1938
1541	1560	1500	1613	1678	925	1613	637	2479
1631	1656	1583	1709	1787	1036	1720	436	2417
1235	1268	1179	1319	1415	695	1345	700	2013
1294	1325	1239	1376	1469	740	1400	647	2075
1125	1066	1200	1046	896	1423	953	2783	2706
1527	1530	1506	1581	1608	916	1554	1051	2736
2032	2042	2000	2095	2138	1408	2080	847	3015
122	63	197	63	116	664	50	2009	1800
0	59	76	91	233	624	172	1932	1695
0	0	134	53	176	637	113	1966	1747
0	0	0	166	309	594	247	1874	1641
0	0	0	0	150	690	102	2017	1740
0	0	0	0	0	753	71	2114	1872
0	0	0	0	0	0	688	1385	1973
0	0	0	0	0	0	0	2044	1842
0	0	0	0	0	0	0	0	2404
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Ma-HABM	Ma-HABR	Ma-HAMI	Ma-MASE	Ma-SRIF	Pl-SWIN	Po-ALGA	Po-BEIR
Fr-MACH	2423	2267	2366	2351	2619	1046	1841	1586
Fr-NORM	2123	2009	2090	2040	2267	1137	1491	1200
Fr-OISA	2635	2447	2559	2573	2872	1206	2105	1884
Fr-PRFR	2582	2412	2517	2514	2795	1051	2019	1776
Fr-QUER	2170	1986	2096	2107	2409	1420	1645	1442
Fr-RODE	2232	2051	2160	2169	2467	1361	1701	1490
Gr-EPIR	2707	2424	2555	2732	3112	3432	2718	2795
Ho-BAKO	2874	2658	2780	2824	3150	1515	2406	2222
Ho-VILL	3175	2993	3103	3111	3399	1047	2625	2382
It-CAGL	1844	1564	1702	1846	2229	2725	1739	1794
It-CAMA	1746	1469	1607	1744	2127	2655	1621	1672
It-CETO	1795	1517	1655	1795	2179	2686	1679	1732
It-CORF	1699	1425	1562	1693	2075	2599	1554	1599
It-FAIT	1782	1502	1640	1785	2169	2737	1686	1749
It-FILE	1906	1624	1761	1913	2297	2826	1832	1899
It-LOMB	2079	1832	1964	2047	2408	2081	1746	1671
It-MACE	1883	1602	1740	1887	2270	2758	1787	1844
Lu-LUXE	2587	2460	2547	2506	2738	736	1962	1671
Ma-BSOR	199	328	265	103	438	3049	476	814
Ma-HABM	0	284	154	103	407	3240	675	1012
Ma-HABR	0	0	138	317	688	3143	685	1006
Ma-HAMI	0	0	0	215	561	3218	699	1033
Ma-MASE	0	0	0	0	384	3152	578	914
Ma-SRIF	0	0	0	0	0	3340	779	1076
Pl-SWIN	0	0	0	0	0	0	2585	2266
Po-ALGA	0	0	0	0	0	0	0	338
Po-BEIR	0	0	0	0	0	0	0	0
Po-COIM	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-BANA	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-BIHO	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-DOBR	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-PADU	0	0	0	0	0	0	0	0
Ro-PERS	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-FATR	0	0	0	0	0	0	0	0
SI-KSLO	0	0	0	0	0	0	0	0
Su-SKAN	0	0	0	0	0	0	0	0
Ts-ZAGH	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-LYCI	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAK	0	0	0	0	0	0	0	0
Tu-POAN		0	0	0	0	0	0	0
Tu-PONE		0	0	0	0	0	0	0
IU-PONW		0	0	0	0	0	0	0
UK-DOKS		0	0	0	0	0	0	0
UK LEIC		0	0	0	0	0	0	0
UK-LEIC		0	0	0	0	0	0	0
UK-MIDI		0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0
UK-RAAS		0	0	0	0	0	0	0
UK-SOME		0	0	0	0	0	0	0
UK-YORK		0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0

Po-COIM	<b>Ro-BANA</b>	Ro-BIHO	<b>Ro-DOBR</b>	Ro-PADU	<b>Ro-PERS</b>	SI-FATR	SI-KSLO	Su-SKAN
1539	1232	1219	1560	1193	1340	796	941	1138
1148	1599	1535	1904	1490	1697	1256	1404	1148
1843	1078	1139	1418	1137	1193	418	574	1345
1731	1079	1097	1414	1081	1190	597	738	1175
1404	1515	1540	1853	1524	1628	839	1007	1507
1450	1448	1472	1785	1456	1560	790	957	1453
2799	3069	3228	3360	3256	3170	2138	2204	3562
2185	1102	1242	1421	1267	1211	153	286	1680
2336	557	679	892	704	671	414	390	1235
1796	2620	2718	2951	2722	2733	1690	1821	2817
1674	2588	2677	2923	2678	2702	1672	1810	2740
1734	2599	2693	2932	2696	2713	1676	1811	2774
1601	2556	2638	2892	2638	2670	1648	1791	2681
1753	2652	2746	2985	2749	2766	1728	1862	2825
1903	2694	2800	3023	2807	2807	1758	1883	2921
1653	1965	2056	2299	2059	2079	1056	1202	2187
1846	2637	2738	2967	2745	2749	1703	1831	2852
1619	1138	1063	1434	1018	1231	993	1106	808
868	3484	3455	3809	3417	3591	2828	2998	3015
1066	3654	3632	3982	3596	3763	2972	3141	3210
1055	3491	3485	3824	3454	3601	2764	2931	3129
1085	3594	3582	3925	3548	3704	2883	3052	3197
969	3583	3556	3909	3756	3690	2918	3087	3118
1130	3846	3800	4163	3756	3949	3235	3405	3284
2211	927	723	1075	646	959	1397	1429	201
391	3066	3022	3384	2979	3170	2480	2650	2544
55	2794	2734	3103	2688	2894	2280	2447	2217
0	2744	2682	3052	2636	2844	2240	2407	2162
0	0	234	340	307	115	949	865	1126
0	0	0	382	78	237	1091	1034	917
0	0	0	0	446	226	1269	1166	1256
0	0	0	0	0	315	1118	1072	839
0	0	0	0	0	0	1058	967	1153
0	0	0	0	0	0	0	170	1570
0	0	0	0	0	0	0	0	1612
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Ts-ZAGH	Tu-LYCI	Tu-POAK	Tu-POAN	<b>Tu-PONE</b>	<b>Tu-PONW</b>	<b>UK-DORS</b>	UK-GLOU
Fr-MACH	1853	2389	2577	2398	2933	2198	711	754
Fr-NORM	1739	2696	2962	2789	3310	2596	252	326
Fr-OISA	1934	2098	2351	2168	2715	1961	1091	1138
Fr-PRFR	1952	2285	2403	2223	2763	2020	915	950
Fr-QUER	1509	2107	2814	2632	3178	2425	822	918
Fr-RODE	1577	2129	2750	2568	3113	2362	822	910
Gr-EPIR	1725	551	3858	3694	4189	3506	2848	2974
Ho-BAKO	2059	1777	2196	2012	2561	1803	1511	1565
Ho-VILL	2475	2314	1807	1625	2170	1420	1469	1471
It-CAGL	826	1299	3707	3526	4067	3319	1926	2061
It-CAMA	732	1413	3708	3526	4071	3318	1821	1958
It-CETO	779	1356	3703	3522	4065	3314	1870	2006
It-CORF	692	1477	3694	3511	4058	3303	1750	1887
It-FAIT	764	1356	3752	3571	4114	3364	1913	2049
It-FILE	889	1220	3754	3575	4113	3369	2041	2176
It-LOMB	1168	1479	3111	2927	3475	2718	1440	1559
It-MACE	864	1254	3710	3530	4070	3323	1971	2106
Lu-LUXE	2119	2711	2501	2330	2845	2142	655	631
Ma-BSOR	987	3091	4820	4639	5180	4434	1835	1945
Ma-HABM	1019	3120	4982	4800	5344	4595	2027	2140
Ma-HABR	739	2836	4798	4615	5162	4408	1945	2069
Ma-HAMI	876	2972	4910	4727	5273	4520	2012	2131
Ma-MASE	1025	3131	4916	4735	5277	4530	1938	2048
Ma-SRIF	1409	3515	5195	5016	5552	4814	2129	2224
Pl-SWIN	2850	3285	2141	1998	2440	1849	1216	1116
Po-ALGA	1030	3030	4417	4239	4773	4038	1369	1475
Po-BEIR	1200	3051	4154	3978	4505	3780	1053	1151
Po-COIM	1224	3045	4105	3929	4455	3732	999	1096
Ro-BANA	3011	2784	1364	1193	1711	1007	1792	1753
Ro-BIHO	3049	2969	1468	1310	1796	1143	1704	1648
<b>Ro-DOBR</b>	3351	3044	1086	931	1416	774	2081	2028
Ro-PADU	3032	3009	1532	1377	1856	1215	1652	1591
<b>Ro-PERS</b>	3126	2875	1271	1104	1613	927	1884	1839
SI-FATR	2183	1911	2065	1881	2431	1672	1507	1547
SI-KSLO	2343	1937	1910	1726	2275	1517	1652	1684
Su-SKAN	2884	3438	2308	2171	2596	2029	1185	1070
Ts-ZAGH	0	2106	4248	4064	4614	3854	1771	1912
Tu-LYCI	0	0	3420	3265	3735	3089	2906	3017
Tu-POAK	0	0	0	184	366	394	3154	3109
Tu-POAN	0	0	0	0	550	210	2985	2943
Tu-PONE	0	0	0	0	0	760	3495	3444
Tu-PONW	0	0	0	0	0	0	2797	2760
UK-DORS	0	0	0	0	0	0	0	142
UK-GLOU	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LEIC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-LINC	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MIDL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-MULL	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-RAAS	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-SOME	0	0	0	0	0	0	0	0
UK-YORK	0	0	0	0	0	0	0	0

UK-LEIC	UK-LINC	UK-MIDL	UK-MULL	UK-RAAS
777	812	752	1295	1397
388	451	356	887	994
1159	1190	1135	1677	1777
964	992	941	1480	1579
978	1034	947	1478	1586
963	1016	933	1470	1577
3054	3120	3021	3503	3611
1588	1618	1563	2105	2205
1455	1459	1440	1938	2023
2151	2224	2118	2558	2664
2050	2123	2017	2447	2553
2097	2169	2064	2499	2606
1979	2053	1946	2373	2479
2141	2214	2108	2539	2644
2266	2338	2233	2674	2780
1635	1699	1602	2102	2211
2195	2267	2162	2605	2711
609	613	595	1097	1188
2041	2109	2023	2070	2129
2237	2305	2218	2269	2327
2169	2241	2147	2268	2337
2230	2300	2209	2298	2362
2144	2211	2126	2168	2225
2312	2372	2298	2249	2290
1032	979	1043	1295	1335
1569	1635	1552	1600	1663
1242	1305	1226	1265	1331
1187	1250	1172	1214	1282
1707	1686	1702	2114	2178
1591	1561	1590	1961	2018
1972	1942	1971	2338	2391
1531	1499	1531	1892	1947
1789	1764	1785	2180	2240
1560	1584	1537	2073	2169
1690	1709	1669	2198	2291
976	912	992	1164	1192
2015	2092	1986	2280	2373
3083	3141	3052	3570	3680
3056	3028	3054	3421	3471
2893	2867	2889	3269	3322
3387	3355	3386	3731	3775
2713	2690	2708	3104	3161
244	321	215	664	773
104	181	79	560	668
0	77	33	518	622
0	0	108	489	587
0	0	0	545	649
0	0	0	0	109
0	0	0	0	0
0	0	0	0	0
0	0	0	0	0

**Supplementary Table 2.** Results of Mantel permutation tests (Mantel, 1967; Manly, 2007) between the Sørensen and Simpson dissimilarity matrices (upper table) and between the Sørensen and nestedness-resultant component matrices (lower table). All matrices were computed using the package betapart (Baselga & Orme, 2012) in R v.3.0.2. (R Development Core Team, 2010). Only localities with at least 4 species, and clusters with at least 7 species and 3 clades were retained in the analyses. Abbreviations: n, number of taxa; N, number of sites; r, correlation coefficient associated to the Mantel tests; p, p-value associated to the Mantel tests calculated using 1000 permutations.

C phyl	Grain : ogene	size / etic level	loc	ality/speci	ies	clus	ter/specie	S	clu	ster/clade	
	0	n	51	48	23	51	48	23	15	12	7
Æ	ince	Ν	31	37	32	9	9	10	9	9	7
M	orovi	r	0.719	0.773	0.819	0.822	0.614	0.691	0.724	0.608	0.566
	14	р	0.001	0.001	0.001	0.001	0.003	0.001	0.001	0.001	0.011
	e	n	98	77	37	100	78	37	20	17	8
g	inc	Ν	23	25	17	7	7	5	7	7	5
M	rov	r	0.724	0.758	0.767	0.097	0.600	0.567	0.066	0.097	0.804
	Ч	р	0.001	0.001	0.001	0.399	0.007	0.035	0.400	0.036	0.010
а		n	128	100	45	129	101	45	23	18	9
teri	Jys	Ν	54	62	48	16	16	15	16	16	12
West	Tetl	r	0.869	0.898	0.916	0.877	0.912	0.911	0.627	0.614	0.881
		р	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
Bic	chro	nozone	JAM	IBEX	DAV	JAM	IBEX	DAV	JAM	IBEX	DAV

Gi phylo	rain s ogene	ize / tic level	loc	ality/spec	ies	clu	ster/speci	es	cl	uster/clad	e
	0	n	51	48	23	51	48	23	15	12	7
E.	ince	Ν	31	37	32	9	9	10	9	9	7
MN	IOVI	r	-0.078	-0.118	-0.009	-0.253	0.195	-0.018	0.447	0.232	0.355
	Ц	p	0.829	0.973	0.521	0.760	0.133	0.535	0.038	0.069	0.085
	e	n	98	77	37	100	78	37	20	17	8
<u>A</u> .	inc	Ν	23	25	17	7	7	5	7	7	5
M	rov	r	-0.186	-0.184	-0.248	0.465	0.034	0.404	0.840	0.607	0.642
	þ	p	0.988	0.993	0.984	0.059	0.382	0.055	0.013	0.004	0.195
u		n	128	100	45	129	101	45	23	18	9
ter	hys	Ν	54	62	48	16	16	15	16	16	12
Vest	Tetl	r	-0.387	-0.446	-0.336	-0.187	-0.440	-0.343	0.380	0.240	0.026
		р	1	1	1	0.955	1	0.998	0.002	0.034	0.412
Bioc	chror	nozone	JAM	IBEX	DAV	JAM	IBEX	DAV	JAM	IBEX	DAV

**Supplementary Table 3.** Regression statistics for the SDD analyses of early Pliensbachian ammonites of the western Tethys and adjacent areas without null-similarity values and endemic species. At the locality/species and cluster/species levels, only assemblages with at least, respectively 4 species and 7 species were retained in the analyses. Abbreviations: n, number of taxa; N, number of sites;  $r^2$ , coefficient of determination associated to the linear regressions calculated using 10.000 randomizations;  $p_M$ , p-value estimating the linear association between D and  $\ln(S)$  calculated with a Mantel permutation test.

Gra phylog	ain size / genetic level	lo	cality/speci	ies	cluster/species		es
	n	36	30	19	34	28	18
Ice	Ν	31	37	32	8	9	10
vin	Slope	-1.257E-04	-2.685E-04	-2.572E-04	-1.229E-04	-1.664E-04	-1.911E-04
ro	Intercept	-0.963	0.808	-0.427	-0.356	-0.366	-0.185
d F)	Std error	0.036	0.033	0.028	0.045	0.094	0.050
VE	$r^2$	0.021	0.078	0.139	0.261	0.095	0.319
5	р	0.002	<<0.001	<<0.001	0.005	0.071	<0.001
	рм	0.019	<0.001	<<0.001	0.018	0.096	0.005
	n	62	49	29	53	38	21
Ice	Ν	23	25	17	7	7	5
vir	Slope	-1.349E-04	-1.557E-04	-1.217E-04	-0.726E-04	-2.139E-04	-0.331E-04
IO	Intercept	-1.162	-0.967	-0.905	-0.744	-0.194	-0.563
d (	Std error	0.068	0.061	0.077	0.168	0.178	0.330
Ξ	$r^2$	0.086	0.098	0.045	0.056	0.323	0.003
Σ	р	<<0.001	<<0.001	0.019	0.301	0.008	0.875
	рм	<0.001	<0.001	0.025	0.252	0.025	0.509
s	n	85	65	38	77	61	36
hy	Ν	54	62	48	15	16	15
let	Slope	-2.844E-04	-2.982E-04	-4.442E-04	-4.245E-04	-3.730E-04	-5.265E-04
L	Intercept	-1.093	-1.013	-0.554	-0.617	-0.755	-0.242
III	Std error	0.032	0.028	0.035	0.167	0.166	0.147
ste	$r^2$	0.168	0.155	0.200	0.206	0.143	0.237
Ve	р	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<<0.001
	рм	<<0.001	<<0.001	<<0.001	<0.001	<<0.001	0.002
Bioc	hronozone	JAM	IBEX	DAV	JAM IBEX DA		DAV
## **ANNEXE 5**

**SUPPORTING INFORMATION for Zacaï et al. (submitted to** *Journal of Biogeography*). Heritability of species range sizes is the combined outcome of phylogeny and environmental stability.

Locality code	Locality name	Country	Province	Palaeolongitude	Palaeolatitude
Ab-LEFT	Lefterochori	ALBANIA	MED	-3.14	26.02
Ag-CHEL	Massif de Chellata	ALGERIA	MED	-16.25	37.77
Al-AMBE	Amberg (Bavaria)	GERMANY	NWE	11.87	49.45
Al-BAVA	Bavarian Alps	GERMANY	MED	12.25	46.48
Al-DONA	Donaueschingen	GERMANY	NWE	8.6	48.00
Al-GOTT	Göttingen (N Kassel)	GERMANY	NWE	10.07	51.78
Al-OSNA	Osnabrück	GERMANY	NWE	8.05	52.27
Al-OSTR	Östringen	GERMANY	NWE	8.71	49.22
Al-PLIE	Pliensbach	GERMANY	NWE	9.35	48.63
Al-SGIT	Salzgitter	GERMANY	NWE	10.53	52.27
Al-WUTA	Wutachgebiet, Klettgau	GERMANY	NWE	8.48	47.83
Au-ENZE	Enzesfeld	AUSTRIA	MED	14.75	41.92
Au-LIEN	Lienz	AUSTRIA	MED	12.35	42.26
Au-SALZ	Salzburg	AUSTRIA	MED	11.48	43.16
Au-VORA	Vorarlberg	AUSTRIA	MED	9.73	42.37
Bu-BALK	Occidental Balkans	BULGARIA	NWE	18.05	47.57
Bu-KOTE	Klippe de Kotel	BULGARIA	MED	19.27	46.53
CH-BIVI	Bivio	SWITZERLAND	MED	12.56	44.76
CH-HELV	Helvetic (Valais, Glaris)	SWITZERLAND	NWE	10.23	44.9
CH-KLSC	Klippes central Switzerland	SWITZERLAND	NWE	9.81	44.61
CH-PRSU	Swiss Prealps	SWITZERLAND	NWE	8.99	44.56
CH-TESS	Tessin, Brianza, Varèse, Como	SWITZERLAND	MED	-1.75	38.85
Da-BORN	Bornholm	DENMARK	NWE	14.7	55.1
Es-ASTU	Asturies	SPAIN	NWE	-9.99	49.49
Es-BEAR	Betic Archidona	SPAIN	MED	-11.18	42.85
Es-BEJA	Betic Jaen	SPAIN	MED	-10.4	43.18
Es-BENE	Betic NE (Almeria)	SPAIN	MED	-9.52	43.51
Es-BIDA	Bidassoa	SPAIN	NWE	-8.22	47.43
Es-IBNE	Iberic NE (Zaragoza)	SPAIN	NWE	-8.25	44.56
Es-IBNW	Iberic NW (Logrono)	SPAIN	NWE	-8.59	46.19

Supplementary table 6.1. Palaeocoordinates of the 104 studied fossil localities.

Es-SIMA	Sierras marginales	SPAIN	NWE	-5.51	44.63
Fr-ALNO	Alsace Nord	FRANCE	NWE	7.67	48.9
Fr-ALSU	Alsace Sud, Belfort	FRANCE	NWE	7.33	47.75
Fr-ARIE	Ariège	FRANCE	NWE	1.6	42.97
Fr-AUXO	Auxois	FRANCE	NWE	4.43	47.53
Fr-BASQ	Pays Basque	FRANCE	NWE	-7.69	47.2
Fr-BAZO	Bazois	FRANCE	NWE	3.67	47.25
Fr-BUGE	Bugey	FRANCE	NWE	5.43	45.95
Fr-CAUE	Causses Est	FRANCE	NWE	3.62	44.38
Fr-CAUS	Causses Sud	FRANCE	NWE	2.97	43.97
Fr-CAUW	Causses Ouest	FRANCE	NWE	3.13	44.18
Fr-CHAR	Charollais	FRANCE	NWE	4.23	46.58
Fr-CHER	Cher, Indre, SW Nièvre	FRANCE	NWE	2.52	46.72
Fr-CORB	Corbières	FRANCE	NWE	2.9	43.22
Fr-DAUP	Bassin dauphinois	FRANCE	NWE	7.38	44.33
Fr-DIBA	Côtes Dijonnaise Beaunoise	FRANCE	NWE	4.73	47.05
Fr-ENCO	Massif des Encombres	FRANCE	NWE	8.42	44.26
Fr-GARD	Gard, Ardèche	FRANCE	NWE	4.08	44.08
Fr-JURA	Jura	FRANCE	NWE	5.88	46.95
Fr-LORR	Lorraine	FRANCE	NWE	6.2	48.68
Fr-LYON	Lyonnais	FRANCE	NWE	4.73	45.8
Fr-MACH	Côtes Maconnaise Chalonnaise	FRANCE	NWE	4.68	46.75
Fr-NORM	Normandie	FRANCE	NWE	-0.35	49.18
Fr-OISA	Oisans Nord	FRANCE	NWE	7.62	43.98
Fr-PRFR	French Prealps & klippes	FRANCE	NWE	6.9	45.73
Fr-QUER	Quercy	FRANCE	NWE	1.8	44.07
Fr-RODE	Détroit de Rodez	FRANCE	NWE	2.57	44.33
<b>GI-JAME</b>	Jameson Land	GREENLAND	NWE	4.74	64.69
Gr-EPIR	Epire	GREECE	MED	-0.8	25.2
Ho-BAKO	Bakony	HUNGARY	MED	10.09	40.59
Ho-VILL	Villany	HUNGARY	MED	14.44	44.51
It-CAGL	Cagli	ITALY	MED	-4.86	33.49
It-CAMA	Campiglia Marittima	ITALY	MED	-5.44	34.48
It-CETO	Monte di Cetona	ITALY	MED	-5.12	34.02
It-CORF	Corfino (Toscane)	ITALY	MED	-5.63	35.14
It-FAIT	Monte Faito	ITALY	MED	-5.5	33.66
It-FILE	Filettino	ITALY	MED	-4.8	32.45
It-LOMB	Lombardie (Brescia)	ITALY	MED	0,00	37.97
It-MACE	Macerata	ITALY	MED	-4.65	33.08

It-TAOR	Taormina	ITALY	MED	-4.41	27.88
Lu-LUXE	Luxembourg	LUXEMBOURG	NWE	6.13	49.61
Ma-BSOR	Oriental Beni Snassen	MOROCCO	MED	-22.66	41.44
Ma-HABM	High Atlas, Beni-Mellal	MOROCCO	MED	-23.95	39.94
Ma-HABR	High Atlas (Jb Bou-Rharraf)	MOROCCO	MED	-21.01	38.78
Ma-HAMI	High Atlas, Midelt	MOROCCO	MED	-22.56	39.06
Ma-MASE	Moyen Atlas septentrional	MOROCCO	MED	-23.58	40.83
Ma-SRIF	Rides Sud-rifaines	MOROCCO	MED	-27.86	42.1
Pl-SWIN	Swinoujscie	POLAND	NWE	14.25	53.92
Po-ALGA	Algarve	PORTUGAL	MED	-18.92	44.73
Po-BEIR	Beira Maritima	PORTUGAL	NWE	-16.24	47.12
Po-COIM	Coimbra	PORTUGAL	NWE	-15.66	47.42
Ro-BANA	Banat	ROMANIA	NWE	20.86	46.72
Ro-BIHO	Bihor (SE Apuseni Mts)	ROMANIA	NWE	20.73	48.83
<b>Ro-DOBR</b>	Dobrogea Nord	ROMANIA	NWE	25.27	47.24
Ro-PADU	Padurea (NE Apuseni Mts)	ROMANIA	NWE	20.24	49.45
Ro-PERS	Persani Mts (Carpates)	ROMANIA	NWE	22.32	46.99
SI-FATR	Fatra	SLOVAKIA	MED	11.46	41.5
SI-KSLO	Karst slovaque	SLOVAKIA	MED	13.42	41.09
Su-SKAN	Skanie	SWEDEN	NWE	12.98	55.57
Ts-ZAGH	Zaghouan	TUNISIA	MED	-13.09	36.6
Tu-LYCI	Nappes lyciennes	TURKEY	MED	4.67	25.29
Tu-POAK	Pontides Ak Dagh (Amasia)	TURKEY	MED	36.31	41.47
Tu-POAN	Pontides Ankara	TURKEY	MED	34.13	41.75
Tu-PONE	Pontides NE (Kirikli)	TURKEY	MED	40.59	40.82
Tu-PONW	Pontides W (Bilecik)	TURKEY	MED	31.62	41.95
UK-DORS	Dorset coast	UK	NWE	-2.9	50.74
UK-GLOU	Gloucestershire, Oxford	UK	NWE	-2.08	51.9
UK-LEIC	Leicestershire	UK	NWE	-1.14	52.64
UK-LINC	Lincolnshire	UK	NWE	-0.54	53.23
UK-MIDL	Midlands, Northamp., Warick.	UK	NWE	-1.17	52.34
UK-MULL	Mull	UK	NWE	-5.71	56.47
UK-RAAS	Raasay	UK	NWE	-6.19	57.41
UK-SOME	Somerset, Avon	UK	NWE	-2.64	51.4
UK-YORK	Yorkshire coast	UK	NWE	-0.53	54.44

Geographic distances among localities were calculated with the following procedure. Present-day geographic coordinates and the corresponding palaeogeographic blocs were recorded for each locality. The paths of the main blocs (Eurasia, Iberia, Africa) are well constrained by oceanic magnetic anomalies, but only from the Bathonian (c. 168 Ma) to the Recent. Since no major movement of the Pangea occurred much before Callovian times (c. 166 Ma), we assume that during the early Pliensbachian, the African, Eurasian and Iberian plates were in the same relative position than during the Bathonian. We used the rotation poles established by Müller et al. (2008) and Torsvik et al. (2008). The paths of the blocs Adria and Anatolia, together with the position of the Middle-East

Basin, were constrained using the tectonic reconstructions established by Ricou (1994), Golonka (2007), and Barrier et al. (2008). Computations of palaeocoordinates were made by setting the age of the early Pliensbachian to 189 Ma and by considering Eurasia as fixed. The early Pliensbachian map showing the palaeolocation of the 104 localities (Fig. 4.1) was drawn using the ArcGIS software (v.8.2, ESRI Inc. 2002 https://www.arcgis.com/) and modules developed by Bruno Vrielynck. Once palaeolocations were computed, the triangular matrix of great circle (i.e. orthodromic) distances between each pair of localities was calculated using QGIS v.2.0.1 (QGIS Development Team, 2013, Open Source Geospatial Foundation Project, http://www.qgis.org/en/site/; Annexe 2). The use of great circle distances implies that emerged lands are ignored in the calculation of inter-locality distances. Used in most studies on present-day and past marine and freshwater environments (e.g. Kiessling & Aberhan, 2007; Miller et al., 2009; Astorga et al., 2012; Wetzel et al., 2012; Brayard & Escarguel, 2013), this technique avoids many ad hoc hypotheses about the dispersal routes of organisms.



**Supplementary figure 6.1.** Species-level phylogenetic hypothesis for ammonites of the western Tethys and adjacent areas (after Hardy *et al.*, 2012) of the Jamesoni chronozone.



**Supplementary figure 6.2.** Species-level phylogenetic hypothesis for ammonites of the western Tethys and adjacent areas (after Hardy *et al.*, 2012) of the Ibex chronozone.



**Supplementary figure 6.3.** Species-level phylogenetic hypothesis for ammonites of the western Tethys and adjacent areas (after Hardy *et al.*, 2012) of the Davoei chronozone.

**Supplementary table 6.2.** Spatial autocorrelation of species range sizes estimated using Moran's I as implemented in the function *gearymoran* of the package ade4 (Dray et al., 2007) in R (v.3.0.2.; R Development Core Team, 2010). NB: all results are non-significant.

Temporal	Dongo voriablo	Spatial scale				
interval	Kange variable	NWE	MED	Western Tethys		
	п	43 sp	22 sp	117 sp		
Early	Extent of occurrence	-0.1206	-0.0917	0.1324		
Pliensbachian	n	66 sp	29 sp	147 sp		
	Latitudinal range	-0.3013	-0.2319	-0.0304		
	n	14 sp	5 sp	33 sp		
DAVOEI	Extent of occurrence	-0.2679	-0.2248	-0.3332		
DIIVOLI	n	17 sp	7 sp	38 sp		
	Latitudinal range	-0.2166	0.1404	-0.7399		
	n	22 sp	11 sp	57 sp		
IBEX	Extent of occurrence	-0.0718	0.0181	-0.5462		
	n	29 sp	13 sp	66 sp		
	Latitudinal range	-0.0526	0.0128	-0.0330		
	n	33 sp	12 sp	67 sp		
JAMESONI	Extent of occurrence	-0.9813	0.0818	0.0262		
	n	49 sp	16 sp	87 sp		
	Latitudinal range	-0.8376	0.1816	-0.3966		

\*\*\**p* < 0.001, \*\**p* < 0.01, \**p* < 0.05, no sign = not significant.

## **ANNEXE 6**

Liste des espèces utilisées dans l'étude de la corréation entre étendue de répartition et durée de vie (partie 4.3. *Range size and species duration*)

Acanthopleuroceras actaeon     8.68     735424     1     NWE       Acanthopleuroceras alisiense     11.47     1394255     1     NWE       Aegoceras artygyrus     81.16     529893     1     NWE       Beaniceras centaurus     8.16     529893     1     NWE       Beaniceras centaurus     8.16     529893     1     NWE       Coeloceras piruga     2.9     319240     1     NWE       Coeloderoceras biruga     2.9     319240     1     NWE       Epideroceras? trigonale     0.3     0     1     NWE       Epideroceras? trigonale     0.3     0     1     NWE       Epideroceras polymorphoides     4.55     45702     1     NWE       Liparoceras polymorphoides     4.55     0     1     NWE       Liparoceras polymorphoides     4.48     53853     2     NWE       Liparoceras pytoceroides     4.48     53853     2     NWE       Paramicoderoceras fila     7.98     814097     2     NWE <t< th=""><th>Species</th><th>Latitudinal range (°)</th><th>Area (km<sup>2</sup>)</th><th>Duration (in subzones)</th><th>Province</th></t<>	Species	Latitudinal range (°)	Area (km <sup>2</sup> )	Duration (in subzones)	Province
Acanthopleuroceras alisiense11.4713942551NWEAegoceras artygyns13.233698641NWEBeaniceras centaurus8.165298931NWEBeaniceras luridum18.117472811NWECoeloceras pettos8.383713101NWECoeloceras pottos8.383713101NWEDayiceras polymorphoides4.022886771NWEDayiceras polymorphoides4.0301NWEFoetterliceras progense4.55457021NWEJamesonites? spoliatus4.5501NWELiparoceras lytoceroides4.48538532NWEParamicroderoceras muticum10.3711371441NWEParamicroderoceras fila7.988140972NWEParamicroderoceras anureum11.4715095261NWEPlatypleuroceras acaprarium12.519340101NWEPolymorphites rutilans7.1901NWEPolymorphites polymorphus13.0816177691NWEPolymorphites rutilans7.1901NWEPolymorphites rutilans7.1901NWEPolymorphites rutilans7.1901NWEPolymorphites rutilans7.1901NWEDatadxytoceras andax7.8737828675MEDBaltzerites baltzeri6.45267573	Acanthopleuroceras actaeon	8.68	735424	1	NWE
Aegoceras artygyrus13.23 $369864$ 1NWEBeaniceras centaurus $8.16$ $529893$ 1NWEBeaniceras luridum $18.11$ $747281$ 1NWECoeloceras pettos $8.38$ $371310$ 1NWECoeloceras pettos $8.38$ $371310$ 1NWECoeloceras pettos $4.02$ $288677$ 1NWEEpideroceras integration $0.3$ 01NWEEpideroceras moregense $4.55$ $45702$ 1NWEFuciniceras pseudodilectum $3.83$ $24043$ 1NWEIamesonites? spoliatus $4.55$ 01NWEIamesonites? spoliatus $4.55$ 01NWEParamicroderoceras muticum $10.37$ $1137144$ 1NWEParamicroderoceras fila $7.98$ $814097$ 2NWEParamicroderoceras fila $7.98$ $814097$ 2NWEPatypleuroceras acerum $11.47$ $1569526$ 1NWEPlatypleuroceras andosum $6.25$ $78621$ 1NWEPolymorphites polymorphus $13.08$ $1617769$ 1NWEPolymorphites pulymorphus $7.19$ 01NWEPragophylloceras undulatum $8.3$ $127167$ 4NWETragophylloceras undulatum $7.89$ $32409$ 2NWETragophylloceras undulatum $7.87$ $3782867$ 5MEDAudaxlytoceras audux $7.87$ $3782867$ 5ME	Acanthopleuroceras alisiense	11.47	1394255	1	NWE
Beaniceras luridum     8.16     529893     1     NWE       Beaniceras luridum     18.11     747281     1     NWE       Coeloceras pitus     8.38     371310     1     NWE       Coelodercoras biruga     2.9     319240     1     NWE       Dayiceras polymorphoides     4.02     288677     1     NWE       Epideroceras? trigonale     0.3     0     1     NWE       Foetterliceras morogense     4.55     45702     1     NWE       Liparoceras pytoceroides     4.48     53853     2     NWE       Liparoceras pytoceroides     4.48     53853     2     NWE       Paramicoderoceras muticum     10.37     1137144     1     NWE       Paramicoderoceras fila     7.98     814097     2     NWE       Paramicoderoceras aureum     11.47     1569526     1     NWE       Platypleuroceras aoparinum     12.51     934010     1     NWE       Polymorphites rutilans     7.19     0     1     NWE	Aegoceras artygyrus	13.23	369864	1	NWE
Beaniceras luridum $18.11$ $747281$ 1NWECoeloceras pettos $8.38$ $371310$ 1NWECoeloderoceras biruga $2.9$ $319240$ 1NWECoeloderoceras biruga $2.9$ $319240$ 1NWEEpideroceras polymorphoides $4.02$ $288677$ 1NWEEpideroceras? trigonale $0.3$ 01NWEFoetterliceras morogense $4.55$ $45702$ 1NWELiparoceras? spoliatus $4.55$ 01NWELiparoceras lytoceroides $4.48$ $53853$ 2NWEMetaderoceras muticum $10.37$ $1137144$ 1NWEParamicroderoceras fila $7.98$ $814097$ 2NWEParamicroderoceras fila $7.98$ $814097$ 2NWEPlatypleuroceras acaptarium $11.47$ $1569526$ 1NWEPlatypleuroceras nodosum $6.25$ $78621$ 1NWEPolymorphites polymorphus $13.08$ $161769$ 1NWEPolymorphites nullans $7.19$ 01NWEPolymorphites nullans $7.77$ $566436$ 1NWEPopiloceras carbariforme $0.3$ 01NWEPoisophylloceras carbariforme $7.77$ $798887$ 5MEDCastanayiceras oblusum $7.57$ $566436$ 1NWEPolymorphites nullans $7.19$ 01MEDCastanayiceras caninatum $7.89$ $432409$ 2	Beaniceras centaurus	8.16	529893	1	NWE
Coeloceras pettos $8.38$ $371310$ 1NWECoeloderoceras biruga $2.9$ $319240$ 1NWEDayiceras polymophoides $4.02$ $288677$ 1NWEEpideroceras' trigonale $0.3$ 01NWEFoetterliceras morogense $4.55$ $45702$ 1NWEFuciniceras pseudodilectum $3.83$ $24043$ 1NWEIamesonites? spolitatus $4.55$ $0$ 1NWEIamesonites? spolitatus $4.55$ $0$ 1NWEMetaderoceras muticum $10.37$ $1137144$ 1NWEParamicroderoceras renarense $7.77$ $790838$ 1NWEParamicroderoceras fila $7.98$ $814097$ 2NWEParamicroderoceras arenum $11.47$ $1569526$ 1NWEPlatypleuroceras arenum $12.51$ $934010$ 1NWEPlatypleuroceras andosum $6.25$ $78621$ 1NWEPolymorphites polymorphus $13.08$ $1617769$ 1NWEPolymorphites rutilans $7.19$ 01NWETragophylloceras cantatum $7.89$ $432409$ 2NWETragophylloceras undulatum $8.3$ $127167$ 4NWETragophylloceras undulatum $7.87$ $566436$ 1NWECoriceras raticosum $7.1$ $0$ 1MEDCatriceras canavarit $9.67$ $712380$ 1MEDCatriceras dudax $71.87$ $3782867$	Beaniceras luridum	18.11	747281	1	NWE
Coeloderoceras biruga2.9 $319240$ 1NWEDayiceras polymorphoides $4.02$ $288677$ 1NWEEpideroceras? trigonale $0.3$ 01NWEFaciniceras preudodilectum $3.83$ $24043$ 1NWEJamesonites? spoliatus $4.55$ $45702$ 1NWEJamesonites? spoliatus $4.55$ 01NWEJamesonites? spoliatus $4.55$ 01NWEMetaderoceras vencendes $7.77$ 7908381NWEParamicroderoceras venarense $7.77$ 7908381NWEParamicroderoceras spila $7.98$ $814097$ 2NWEParinodiceras parinodus $10.11$ $495057$ 2NWEPlatypleuroceras aureum $11.47$ $1569526$ 1NWEPlatypleuroceras andosum $6.25$ $78621$ 1NWEPolymorphites polymorphus $13.08$ $1617769$ 1NWEPolymorphites rutilans $7.19$ 01NWETragophylloceras cantatum $7.89$ $432409$ 2NWETragophylloceras undulatum $8.3$ $127167$ 4NWETopidoceras obtusum $7.57$ $566436$ 1NWECatriceras canvarii $9.67$ $712380$ 1MEDBaltzerites baltzeri $6.45$ $26757$ 3MEDBattzerites valuax $17.87$ $3782867$ MEDMEDCatriceras canvarii $9.67$ $712380$ 1	Coeloceras pettos	8.38	371310	1	NWE
Dayiceras polymorphoides     4.02     288677     1     NWE       Epideroceras? trigonale     0.3     0     1     NWE       Foetterliceras morogense     4.55     45702     1     NWE       Fuciniceras pseudodilectum     3.83     24043     1     NWE       Lamesonites? spoliatus     4.55     0     1     NWE       Liparoceras? spoliatus     4.55     0     1     NWE       Metaderoceras wuticum     10.37     1137144     1     NWE       Paramicroderoceras fila     7.98     814097     2     NWE       Paramicroderoceras fila     7.98     814097     2     NWE       Platypleuroceras arerum     11.47     1569526     1     NWE       Platypleuroceras capararium     12.51     934010     1     NWE       Polymorphites rouilans     7.19     0     1     NWE       Polymorphites rouilans     7.19     0     1     NWE       Polymorphites rouilans     7.19     0     1     NWE       Polym	Coeloderoceras biruga	2.9	319240	1	NWE
Epideroceras? trigonale $0.3$ $0$ 1NWEFoetterliceras morogense $4.55$ $45702$ 1NWEFuciniceras pseudodilectum $3.83$ $24043$ 1NWEJamesonites? spoliatus $4.55$ $0$ 1NWELiparoceras lytoceroides $4.48$ $53853$ 2NWEMetaderoceras muticum $10.37$ $1137144$ 1NWEMetaderoceras venarense $7.77$ $790838$ 1NWEParamicroderoceras fila $7.98$ $814097$ 2NWEParinodiceras parinodus $10.11$ $495057$ 2NWEPlatypleuroceras aureum $11.47$ $1569526$ 1NWEPlatypleuroceras caprarium $12.51$ $934010$ 1NWEPolymorphites polymorphus $13.08$ $1617769$ 1NWEPolymorphites rutilans $7.19$ 01NWEPseudophricodoceras caprariforme $0.3$ 01NWEProgiobylloceras carinatum $7.89$ $432409$ 2NWETragophylloceras carinatum $7.57$ $566436$ 1NWEAudaxlytoceras audax $17.87$ $3782867$ 5MEDBaltzerites baltzerit $6.45$ $26757$ 3MEDCastanayiceras canavarii $9.67$ $71230$ 1MEDCatriceras catinese $7.1$ 01MEDCatriceras catinese $7.1$ 01MEDCatriceras catinese $7.1$ 01	Dayiceras polymorphoides	4.02	288677	1	NWE
Foetterliceras morogense $4.55$ $45702$ 1NWEFuciniceras pseudodilectum $3.83$ $24043$ 1NWEJamesonites? spoliatus $4.55$ 01NWELiparoceras lytoceroides $4.48$ $53853$ 2NWEMetaderoceras muticum $10.37$ $1137144$ 1NWEMetaderoceras venarense $7.77$ $790838$ 1NWEParamicroderoceras fila $7.98$ $814097$ 2NWEParamicroderoceras aureum $11.47$ $1569526$ 1NWEPlatypleuroceras aureum $12.51$ $934010$ 1NWEPlatypleuroceras caprarium $6.25$ $78621$ 1NWEPolymorphites polymorphus $13.08$ $1617769$ 1NWEPolymorphites rutilans $7.19$ 01NWEPragophylloceras cainatum $7.89$ $432409$ 2NWETragophylloceras cainatum $7.57$ $566436$ 1NWEAegolytoceras varicosum $7.1$ 01MEDAudaxlytoceras udux $17.87$ $3782867$ 5MEDBaltzerites baltzeri $6.45$ $26757$ 3MEDCatriceras calcium $7.1$ 01MEDCatriceras calcius $0.99$ 01MEDCatriceras calcius $0.99$ 01MEDDiaphorites vetulonius $0.99$ 01MEDDiaphorites vetulonius $0.99$ 01MEDDiaph	Epideroceras? trigonale	0.3	0	1	NWE
Fuciniceras pseudodilectum $3.83$ $24043$ $1$ NWEJamesonites? spoliatus $4.55$ $0$ $1$ NWELiparoceras lytoceroides $4.48$ $53853$ $2$ NWEMetaderoceras nuticum $10.37$ $1137144$ $1$ NWEMetaderoceras variance $7.77$ $790838$ $1$ NWEParamicroderoceras fila $7.98$ $814097$ $2$ NWEParamicroderoceras garinodus $10.11$ $495057$ $2$ NWEPlatypleuroceras aureum $11.47$ $1569526$ $1$ NWEPlatypleuroceras caprarium $12.51$ $934010$ $1$ NWEPlatypleuroceras nodosum $6.25$ $78621$ $1$ NWEPolymorphites notilians $7.19$ $0$ $1$ NWEPolymorphites rutilans $7.19$ $0$ $1$ NWETragophylloceras carpariforme $0.3$ $0$ $1$ NWETragophylloceras undulatum $8.3$ $127167$ $4$ NWETropidoceras varicosum $7.1$ $0$ $1$ MEDAudaxlytoceras undus $7.87$ $3782867$ $5$ MEDBaltzerites baltzeri $6.45$ $26757$ $3$ MEDCastanayiceras canvarii $9.67$ $712380$ $1$ MEDCatriceras catriense $7.1$ $0$ $1$ MEDCatriceras catriense $7.1$ $0$ $1$ MEDCatriceras catriense $7.1$ $0$ $1$ MEDCatriceras catriense $7.1$	Foetterliceras morogense	4.55	45702	1	NWE
Jamesonites? spoliatus $4.55$ 01NWELiparoceras lytoceroides $4.48$ $53853$ 2NWEMetaderoceras nuticum $10.37$ $1137144$ 1NWEMetaderoceras venarense $7.77$ $790838$ 1NWEParamicroderoceras fila $7.98$ $814097$ 2NWEParamicroderoceras parinodus $10.11$ $495057$ 2NWEPlatypleuroceras aureum $11.47$ $1569526$ 1NWEPlatypleuroceras caparaium $12.51$ $934010$ 1NWEPlatypleuroceras nodosum $6.25$ $78621$ 1NWEPolymorphites polymorphus $13.08$ $1617769$ 1NWEPolymorphites nolymorphus $7.19$ 01NWEPolymorphites carinatum $7.89$ $432409$ 2NWETragophylloceras carinatum $7.57$ $566436$ 1NWEAudaxlytoceras undulatum $8.3$ $127167$ 4NWEAudaxlytoceras undulatum $7.87$ $3782867$ 5MEDBalterities baltzeri $6.45$ $26757$ 3MEDCastanayiceras canavarii $9.67$ $712380$ 1MEDCatriceras caficum $7.1$ $0$ 1MEDCatriceras caficumse $7.1$ $0$ 1MEDDiaphorites vetulonius $0.99$ $0$ 1MEDDubariceras inalequicosta $10.02$ $617805$ 3MEDDiaphorites vetulonius $0.99$ $0$ <td>Fuciniceras pseudodilectum</td> <td>3.83</td> <td>24043</td> <td>1</td> <td>NWE</td>	Fuciniceras pseudodilectum	3.83	24043	1	NWE
Liparoceras lytoceroides   4.48   53853   2   NWE     Metaderoceras muticum   10.37   1137144   1   NWE     Metaderoceras venarense   7.77   790838   1   NWE     Paramicroderoceras fila   7.98   814097   2   NWE     Parinodiceras parinodus   10.11   495057   2   NWE     Platypleuroceras aureum   11.47   1569526   1   NWE     Platypleuroceras aureum   6.25   78621   1   NWE     Polymorphites polymorphus   13.08   1617769   1   NWE     Polymorphites rutilans   7.19   0   1   NWE     Polymorphites rutilans   7.19   0   1   NWE     Pragophylloceras carinatum   7.89   432409   2   NWE     Tragophylloceras undulatum   8.3   127167   4   NWE     Aegolytoceras varicosum   7.1   0   1   MED     Audaxlytoceras audax   17.87   3782867   5   MED     Baltzerites baltzeri   6.45   26757   3   MED <t< td=""><td>Jamesonites? spoliatus</td><td>4.55</td><td>0</td><td>1</td><td>NWE</td></t<>	Jamesonites? spoliatus	4.55	0	1	NWE
Metaderoceras muticum     10.37     1137144     1     NWE       Metaderoceras venarense     7.77     790838     1     NWE       Paramicroderoceras fila     7.98     814097     2     NWE       Parinodiceras parinodus     10.11     495057     2     NWE       Platypleuroceras aureum     11.47     1569526     1     NWE       Platypleuroceras caprarium     12.51     934010     1     NWE       Platypleuroceras nodosum     6.25     78621     1     NWE       Polymorphites polymorphus     13.08     1617769     1     NWE       Polymorphites rutilans     7.19     0     1     NWE       Pseudophricodoceras caprariforme     0.3     0     1     NWE       Tragophylloceras undulatum     8.3     127167     4     NWE       Aegolytoceras varicosum     7.1     0     1     MED       Audaxlytoceras audax     17.87     3782867     5     MED       Baltzerites baltzeri     6.45     26757     3     MED	Liparoceras lytoceroides	4.48	53853	2	NWE
Metaderoceras venarense     7.77     790838     1     NWE       Paramicroderoceras fila     7.98     814097     2     NWE       Parinodiceras parinodus     10.11     495057     2     NWE       Platypleuroceras aureum     11.47     1569526     1     NWE       Platypleuroceras caprarium     12.51     934010     1     NWE       Polymorphies carbonom     6.25     78621     1     NWE       Polymorphites polymorphus     13.08     1617769     1     NWE       Pseudophricodoceras caprariforme     0.3     0     1     NWE       Tragophylloceras undulatum     8.3     127167     4     NWE       Propidoceras obtusum     7.57     566436     1     NWE       Addaxlytoceras undux     17.87     3782867     5     MED       Baltzerites baltzeri     6.45     26757     3     MED       Castanayiceras canavarii     9.67     712380     1     MED       Catriceras galaczi     5.89     0     1     MED	Metaderoceras muticum	10.37	1137144	1	NWE
Paramicroderoceras fila7.98 $814097$ 2NWEParinodiceras parinodus10.11 $495057$ 2NWEPlatypleuroceras aureum $11.47$ $1569526$ 1NWEPlatypleuroceras caprarium $12.51$ $934010$ 1NWEPlatypleuroceras nodosum $6.25$ $78621$ 1NWEPolymorphites polymorphus $13.08$ $1617769$ 1NWEPolymorphites rutilans $7.19$ 01NWEPseudophricodoceras caprariforme $0.3$ 01NWETragophylloceras carinatum $7.89$ $432409$ 2NWETragophylloceras undulatum $8.3$ $127167$ 4NWETrogophylloceras varicosum $7.1$ 01MEDAudaxlytoceras varicosum $7.1$ 01MEDBaltzerites baltzeri $6.45$ $26757$ 3MEDBattoniceras italicum $7.1$ 13754263MEDCastanayiceras canavarii $9.67$ $712380$ 1MEDCatriceras caficampiliense $0.99$ 01MEDDiaphorites vetulonius $0.99$ 01MEDDubariceras inaequicosta $10.02$ $617805$ 3MEDEpideroceras? cantianense $8.26$ 01MEDGalaticeras aegoceroides $17.87$ $3941724$ 3MEDGalaticeras harpoceroides $17.87$ $2724992$ MED	Metaderoceras venarense	7.77	790838	1	NWE
Parinodiceras parinodus     10.11     495057     2     NWE       Platypleuroceras aureum     11.47     1569526     1     NWE       Platypleuroceras caprarium     12.51     934010     1     NWE       Platypleuroceras caprarium     6.25     78621     1     NWE       Polymorphites polymorphus     13.08     1617769     1     NWE       Polymorphites rutilans     7.19     0     1     NWE       Pseudophricodoceras caprariforme     0.3     0     1     NWE       Tragophylloceras carinatum     7.89     432409     2     NWE       Tragophylloceras undulatum     8.3     127167     4     NWE       Tropidoceras obtusum     7.57     566436     1     NWE       Aegolytoceras varicosum     7.1     0     1     MED       Audaxlytoceras audax     17.87     3782867     5     MED       Battzerites baltzeri     6.45     26757     3     MED       Castanayiceras canavarii     9.67     712300     1     MED <td>Paramicroderoceras fila</td> <td>7.98</td> <td>814097</td> <td>2</td> <td>NWE</td>	Paramicroderoceras fila	7.98	814097	2	NWE
Platypleuroceras aureum11.4715695261NWEPlatypleuroceras caprarium12.519340101NWEPlatypleuroceras nodosum $6.25$ 786211NWEPolymorphites polymorphus13.0816177691NWEPolymorphites rutilans $7.19$ 01NWEPseudophricodoceras caprariforme $0.3$ 01NWETragophylloceras carinatum $7.89$ 4324092NWETragophylloceras undulatum $8.3$ 1271674NWETropidoceras obtusum $7.57$ 5664361NWEAegolytoceras varicosum $7.1$ 01MEDAudaxlytoceras audax $17.87$ 37828675MEDBaltzerites baltzeri $6.45$ $26757$ 3MEDCastanayiceras canavarii $9.67$ $712380$ 1MEDCatriceras cf.campiliense $0.99$ 01MEDDiaphorites vetulonius $0.99$ 01MEDDubariceras inaequicosta $10.02$ $617805$ 3MEDEpideroceras? cantianense $8.26$ 01MEDFuciniceras dilectum $19.47$ $3941724$ 3MEDFuciniceras dilectum $17.87$ $2724992$ MEDGalaticeras harpoceroides $17.87$ $2724992$ MED	Parinodiceras parinodus	10.11	495057	2	NWE
Platypleuroceras caprarium $12.51$ $934010$ 1NWEPlatypleuroceras nodosum $6.25$ $78621$ 1NWEPolymorphites polymorphus $13.08$ $1617769$ 1NWEPolymorphites rutilans $7.19$ 01NWEPseudophricodoceras caprariforme $0.3$ 01NWETragophylloceras carinatum $7.89$ $432409$ 2NWETragophylloceras undulatum $8.3$ $127167$ 4NWETropidoceras obtusum $7.57$ $566436$ 1NWEAegolytoceras varicosum $7.1$ 01MEDAudaxlytoceras audax $17.87$ $3782867$ 5MEDBaltzerites baltzeri $6.45$ $26757$ 3MEDCastanayiceras canavarii $9.67$ $712380$ 1MEDCatriceras cf.campiliense $0.99$ 01MEDDiaphorites vetulonius $0.99$ 01MEDDubariceras inaequicosta $10.02$ $617805$ 3MEDEpideroceras? cantianense $8.26$ 01MEDFuciniceras dilectum $19.47$ $3941724$ 3MEDFuciniceras dilectum $17.87$ $2724992$ 2MEDGalaticeras harpoceroides $14.49$ $2210321$ 2MED	Platypleuroceras aureum	11.47	1569526	1	NWE
Platypleuroceras nodosum6.25786211NWEPolymorphites polymorphus13.0816177691NWEPolymorphites rutilans7.1901NWEPseudophricodoceras caprariforme0.301NWETragophylloceras carinatum7.894324092NWETragophylloceras undulatum8.31271674NWETropidoceras obtusum7.575664361NWEAegolytoceras audax17.8737828675MEDBaltzerites baltzeri6.45267573MEDBattoniceras italicum7.113754263MEDCastanayiceras canavarii9.677123801MEDCatriceras galaczi5.8901MEDDiaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras inaequicosta10.026178053MEDEpideroceras? cantianense8.2601MEDFuciniceras dilectum17.4739417243MEDGalaticeras harpoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Platypleuroceras caprarium	12.51	934010	1	NWE
Polymorphites polymorphus13.0816177691NWEPolymorphites rutilans7.1901NWEPseudophricodoceras caprariforme0.301NWETragophylloceras carinatum7.894324092NWETragophylloceras undulatum8.31271674NWETropidoceras obtusum7.575664361NWEAegolytoceras varicosum7.101MEDAudaxlytoceras audax17.8737828675MEDBaltzerites baltzeri6.45267573MEDCastanayiceras canavarii9.677123801MEDCatriceras caf.campiliense0.9901MEDDiaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras inaequicosta10.026178053MEDEpideroceras? cantianense8.2601MEDFuciniceras dilectum19.4739417243MEDGalaticeras harpoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Platypleuroceras nodosum	6.25	78621	1	NWE
Polymorphites rutilans7.1901NWEPseudophricodoceras caprariforme0.301NWETragophylloceras carinatum7.894324092NWETragophylloceras undulatum8.31271674NWETropidoceras obtusum7.575664361NWEAegolytoceras varicosum7.101MEDAudaxlytoceras audax17.8737828675MEDBaltzerites baltzeri6.45267573MEDBettoniceras italicum7.113754263MEDCastanayiceras canavarii9.677123801MEDCatriceras cf.campiliense0.9901MEDDiaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras inaequicosta10.026178053MEDEpideroceras? cantianense8.2601MEDFuciniceras dilectum19.4739417243MEDGalaticeras aegoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Polymorphites polymorphus	13.08	1617769	1	NWE
Pseudophricodoceras caprariforme $0.3$ $0$ $1$ NWETragophylloceras carinatum $7.89$ $432409$ $2$ NWETragophylloceras undulatum $8.3$ $127167$ $4$ NWETropidoceras obtusum $7.57$ $566436$ $1$ NWEAegolytoceras varicosum $7.1$ $0$ $1$ MEDAudaxlytoceras audax $17.87$ $3782867$ $5$ MEDBaltzerites baltzeri $6.45$ $26757$ $3$ MEDBettoniceras italicum $7.1$ $1375426$ $3$ MEDCastanayiceras canavarii $9.67$ $712380$ $1$ MEDCatriceras cafriense $7.1$ $0$ $1$ MEDCatriceras galaczi $5.89$ $0$ $1$ MEDDiaphorites vetulonius $0.99$ $0$ $1$ MEDDubariceras inaequicosta $10.02$ $617805$ $3$ MEDFuciniceras costicillatum $19.47$ $3941724$ $3$ MEDFuciniceras aegoceroides $17.87$ $2724992$ $2$ MEDGalaticeras harpoceroides $14.49$ $2210321$ $2$ MED	Polymorphites rutilans	7.19	0	1	NWE
Tragophylloceras carinatum $7.89$ $432409$ $2$ NWETragophylloceras undulatum $8.3$ $127167$ $4$ NWETropidoceras obtusum $7.57$ $566436$ $1$ NWEAegolytoceras varicosum $7.1$ $0$ $1$ MEDAudaxlytoceras audax $17.87$ $3782867$ $5$ MEDBaltzerites baltzeri $6.45$ $26757$ $3$ MEDBettoniceras italicum $7.1$ $1375426$ $3$ MEDCastanayiceras canavarii $9.67$ $712380$ $1$ MEDCatriceras catriense $7.1$ $0$ $1$ MEDCatriceras cf.campiliense $0.99$ $0$ $1$ MEDDiaphorites vetulonius $0.99$ $0$ $1$ MEDDubariceras inaequicosta $10.02$ $617805$ $3$ MEDEpideroceras? cantianense $8.26$ $0$ $1$ MEDFuciniceras dilectum $17.98$ $5927577$ $2$ MEDGalaticeras harpoceroides $14.49$ $2210321$ $2$ MED	Pseudophricodoceras caprariforme	0.3	0	1	NWE
Tragophylloceras undulatum $8.3$ $127167$ $4$ NWETropidoceras obtusum $7.57$ $566436$ $1$ NWEAegolytoceras varicosum $7.1$ $0$ $1$ MEDAudaxlytoceras audax $17.87$ $3782867$ $5$ MEDBaltzerites baltzeri $6.45$ $26757$ $3$ MEDBettoniceras italicum $7.1$ $1375426$ $3$ MEDCastanayiceras canavarii $9.67$ $712380$ $1$ MEDCatriceras catriense $7.1$ $0$ $1$ MEDCatriceras cf. campiliense $0.99$ $0$ $1$ MEDDiaphorites vetulonius $0.99$ $0$ $1$ MEDDubariceras inaequicosta $10.02$ $617805$ $3$ MEDEpideroceras? cantianense $8.26$ $0$ $1$ MEDFuciniceras aegoceroides $17.87$ $2724992$ $2$ MEDGalaticeras harpoceroides $14.49$ $2210321$ $2$ MED	Tragophylloceras carinatum	7.89	432409	2	NWE
Tropidoceras obtusum7.575664361NWEAegolytoceras varicosum7.101MEDAudaxlytoceras audax17.8737828675MEDBaltzerites baltzeri6.45267573MEDBettoniceras italicum7.113754263MEDCastanayiceras canavarii9.677123801MEDCatriceras catriense7.101MEDCatriceras cf.campiliense0.9901MEDDiaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras inaequicosta10.026178053MEDEpideroceras? cantianense8.2601MEDFuciniceras dilectum17.9859275772MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Tragophylloceras undulatum	8.3	127167	4	NWE
Aegolytoceras varicosum7.101MEDAudaxlytoceras audax17.8737828675MEDBaltzerites baltzeri6.45267573MEDBettoniceras italicum7.113754263MEDCastanayiceras canavarii9.677123801MEDCatriceras catriense7.101MEDCatriceras cf.campiliense0.9901MEDCatriceras galaczi5.8901MEDDiaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras costicillatum19.4739417243MEDFuciniceras dilectum17.9859275772MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Tropidoceras obtusum	7.57	566436	1	NWE
Audaxlytoceras audax17.8737828675MEDBaltzerites baltzeri6.45267573MEDBettoniceras italicum7.113754263MEDCastanayiceras canavarii9.677123801MEDCatriceras catriense7.101MEDCatriceras cf.campiliense0.9901MEDCatriceras galaczi5.8901MEDDiaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras inaequicosta10.026178053MEDFuciniceras dilectum19.4739417243MEDGalaticeras aegoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Aegolytoceras varicosum	7.1	0	1	MED
Baltzerites baltzeri6.45267573MEDBettoniceras italicum7.113754263MEDCastanayiceras canavarii9.677123801MEDCatriceras catriense7.101MEDCatriceras cf.campiliense0.9901MEDCatriceras galaczi5.8901MEDDiaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras inaequicosta10.026178053MEDFuciniceras costicillatum19.4739417243MEDFuciniceras dilectum17.9859275772MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Audaxlytoceras audax	17.87	3782867	5	MED
Bettoniceras italicum7.113754263MEDCastanayiceras canavarii9.677123801MEDCatriceras catriense7.101MEDCatriceras cf.campiliense0.9901MEDCatriceras galaczi5.8901MEDDiaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras inaequicosta10.026178053MEDEpideroceras? cantianense8.2601MEDFuciniceras dilectum17.9859275772MEDGalaticeras harpoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Baltzerites baltzeri	6.45	26757	3	MED
Castanayiceras canavarii9.677123801MEDCatriceras catriense7.101MEDCatriceras cf.campiliense0.9901MEDCatriceras galaczi5.8901MEDDiaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras inaequicosta10.026178053MEDEpideroceras? cantianense8.2601MEDFuciniceras dilectum19.4739417243MEDGalaticeras aegoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Bettoniceras italicum	7.1	1375426	3	MED
Catriceras catriense7.101MEDCatriceras cf.campiliense0.9901MEDCatriceras galaczi5.8901MEDDiaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras inaequicosta10.026178053MEDEpideroceras? cantianense8.2601MEDFuciniceras dilectum19.4739417243MEDGalaticeras aegoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Castanayiceras canavarii	9.67	712380	1	MED
Catriceras cf.campiliense0.9901MEDCatriceras galaczi5.8901MEDDiaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras inaequicosta10.026178053MEDEpideroceras? cantianense8.2601MEDFuciniceras costicillatum19.4739417243MEDFuciniceras dilectum17.9859275772MEDGalaticeras aegoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Catriceras catriense	7.1	0	1	MED
Catriceras galaczi5.8901MEDDiaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras inaequicosta10.026178053MEDEpideroceras? cantianense8.2601MEDFuciniceras costicillatum19.4739417243MEDFuciniceras dilectum17.9859275772MEDGalaticeras aegoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Catriceras cf.campiliense	0.99	0	1	MED
Diaphorites vetulonius0.9901MEDDubariceras inaequicosta10.026178053MEDEpideroceras? cantianense8.2601MEDFuciniceras costicillatum19.4739417243MEDFuciniceras dilectum17.9859275772MEDGalaticeras aegoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Catriceras galaczi	5.89	0	1	MED
Dubariceras inaequicosta10.026178053MEDEpideroceras? cantianense8.2601MEDFuciniceras costicillatum19.4739417243MEDFuciniceras dilectum17.9859275772MEDGalaticeras aegoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Diaphorites vetulonius	0.99	0	1	MED
Epideroceras? cantianense8.2601MEDFuciniceras costicillatum19.4739417243MEDFuciniceras dilectum17.9859275772MEDGalaticeras aegoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Dubariceras inaequicosta	10.02	617805	3	MED
Fuciniceras costicillatum19.4739417243MEDFuciniceras dilectum17.9859275772MEDGalaticeras aegoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Epideroceras? cantianense	8.26	0	1	MED
Fuciniceras dilectum17.9859275772MEDGalaticeras aegoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Fuciniceras costicillatum	19.47	3941724	3	MED
Galaticeras aegoceroides17.8727249922MEDGalaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Fuciniceras dilectum	17.98	5927577	2	MED
Galaticeras harpoceroides14.4922103212MED	Galaticeras aegoceroides	17.87	2724992	2	MED
	Galaticeras harpoceroides	14.49	2210321	2	MED
Galaticeras marianii 5.61 0 1 MED	Galaticeras marianii	5.61	0	1	MED
Harpophylloceras eximus21.1928496795MED	Harpophylloceras eximus	21.19	2849679	5	MED
Holcolytoceras quadrijugum 17.14 791777 3 MED	Holcolytoceras quadrijugum	17.14	791777	3	MED

Metaderoceras apertum	1.53	177993	3	MED
Metaderoceras clavatus	7.47	0	2	MED
Miltoceras seguenzae	17.14	2838203	2	MED
Miltoceras sellae	17.14	3144312	2	MED
Miltoceras taguendoufi	3.34	29158	3	MED
Phylloceras hebertinum	21.24	5040858	7	MED
Polymorphites? flexicostatus	8.72	230710	2	MED
Pseudoskirroceras mastodon	11.18	1150292	2	MED
Reynesocoeloceras aegrum	0.53	0	2	MED
Reynesocoeloceras indunense	7.1	281002	2	MED
Reynesocoeloceras subcrassum	6.57	0	2	MED
Tropidoceras calliplocum	15.63	3269364	2	MED
Tropidoceras demonense	17.16	5876786	3	MED
Tropidoceras erythraeum	15.3	2433894	3	MED
Tropidoceras mediterraneum	15.63	5874171	2	MED
Tropidoceras semilaevis	7.33	408488	2	MED
Tropidoceras zitteli	10.02	1991324	1	MED